

z 802

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde
an der
Christian-Albrechts-Universität · Kiel

Nr. 271

**Populationsökologie und Massenentwicklung
von *Enteromorpha* spp. (Chlorophyta)
im Sylter Wattenmeer**

**Population ecology and mass development of
Enteromorpha spp. (Chlorophyta)
in the Wadden Sea intertidal
at the island of Sylt (North Sea)**

von
Dirk Schories



1995

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von

Institut für Meereskunde
Abteilung Meeresbotanik
Düsternbrooker Weg 20
D-24105 Kiel
Germany

DOI 10.3289/IFM-BER-271

ISSN 0341-8561

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches Biologie der Universität Hamburg
vorgelegt von Dirk Schories

Danksagung

Prof. Dr. Karsten Reise und Prof. Dr. Heinz Schwenke danke ich für die wissenschaftliche Betreuung der Arbeit und für ihre Diskussionsfreudigkeit. Liese Albrecht danke ich für ihre Überzeugungsarbeit und Hilfe bezüglich der statistischen Absicherung einzelner Experimente. Frau Kaminski hatte stets ein offenes Ohr und ein gutes Auge für alle Probleme, die die Taxonomie betrafen.

Britta Donat und Silke Lieser leisteten enorme Hilfe im Endspurt der Arbeit. Ihnen gilt ganz besonderer Dank. Elisabeth Herre ersparte mir durch ihre Zeichenkünste das Erstellen einiger Computer-Graphiken. Dagmar Lackschewitz kümmerte sich dagegen darum, daß die Arbeit, trotz regelmäßig wiederkehrender Ebbphasen, nicht trockenfiel. Desweiteren sei Heike Lotze und Ute Wilhelmsen gedankt, die sich in den Jahren 1992 und 1993 mit einer ähnlichen Thematik wie ich herumschlugen und dadurch, bewußt oder unbewußt, viele Ideen für diese Arbeit lieferten. Mein besonderer Dank gilt auch all jenen, die in dieser Danksagung nicht namentlich erwähnt wurden, aber dennoch zur Fertigstellung der Arbeit beigetragen haben. Besonderer Dank gilt der Biologischen Anstalt Helgoland für die zur Verfügungstellung des Arbeitsplatzes und den hervorragenden Arbeitsbedingungen. Ebenfalls gedankt sei dem Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, insbesondere Christiane Gätje.

Peter Martens und die Wetterwarte List stellten mir freundlicherweise zahlreiche ihrer Daten zur Auswertung zur Verfügung, ihnen sei dafür herzlichst gedankt.

Diese Arbeit ist im Rahmen des Ökosystemprojektes "Sylter Wattenmeer Austauschprozesse" angefertigt worden und vom Bundesministerium für Forschung und Technologie finanziert worden.

Meinen Eltern und Geschwistern gewidmet

SUMMARY

Since the 1950s, nutrient concentrations of the North Sea and the adjacent Wadden Sea waters have increased through anthropogenic inputs. Eutrophication in estuaries and coastal waters may explain the extensive growth of several green algal genera on mudflats in this area. The formation of dense mats of *Enteromorpha* spp. over large areas of the North Frisian Wadden Sea has been well documented. Apparently, *Enteromorpha* grows from the sediment in spring and develops into thick mats within a few weeks. Decay processes in the algal mats are associated with decreased oxygen exchange between sediment and the overlying water column. As a consequence many endo- and epibenthic organisms suffocate.

This study, the practical part of which was carried out between 1992 and 1994, is concerned with the development of *Enteromorpha* spp. in sandy and muddy intertidal areas of Königshafen Bay (island of Sylt, North Sea). A total of 13 *Enteromorpha* species was found to occur in Königshafen Bay. Three of them were regularly represented in the algal mats (*E. flexuosa*, *E. prolifera*, and *E. radiata*). The species *E. ralfsii* was of local importance. Also, *E. clathrata* and *E. torta* were found commonly, though often with low biomass.

The presence and development of spores, germlings and adult plants were studied for at least 15 months by regular sampling in the field. Additionally, laboratory investigations were carried out. Spores, germlings and adult plants were shown to survive for at least 10 months at both 5 °C and at 15 °C. Germlings with a maximum thallus length of 5 mm continued growth after 8 months in the dark. In intertidal areas where adult plants were present throughout the year, they did not form dense aggregations during winter months but, nevertheless, produced spores in that period.

On a sandy flat of Königshafen Bay, where (1) *Enteromorpha* spp. were found at low biomass in 1993, and (2) a very limited number of spores reached the surface during winter months, I was able to cultivate more than 5×10^6 germlings m^{-2} directly from the sediment down to a depth of 5 cm. Below 3 cm sediment depth, abundance of spores was shown to decrease significantly. Through further investigation, the total density of spores of *Enteromorpha* was calculated to be $82 \times 10^6 \text{ m}^{-2}$ in that particular area. Thus, the sediment served as a reservoir for spores sinking to the substratum during summer months. A laboratory experiment demonstrated that *Enteromorpha prolifera* zoospores settled and germinated mainly on large sand grains ($> 250 \mu\text{m}$), whereas germlings were rarely present on smaller sand grains. The distribution of *Enteromorpha* spp. germlings was investigated quantitatively in Königshafen Bay from 89 sampling stations at the end of April 1992. The results led to the conclusion that in Königshafen Bay, which is characterized by deposits of medium sand grains, the sediment was only of minor importance for the development of *Enteromorpha*. In

general, most germlings were found on biogenic hard substrata, especially on shells of mudsnails (*Hydrobia ulvae*). Starting in mid April, I recorded many *Enteromorpha* germlings (which had developed from overwintering spores) attached to the shells of mud snails. Individual shells, with lengths generally varying between 1 and 4 mm, were overgrown by more than 40 germlings. Depending on the site, *Enteromorpha* germlings were present on up to 60 % of *Hydrobia ulvae*, whereas spores (from which germlings develop) were found on nearly all snail individuals. The abundance of snails with a minimum age of one year was sometimes as high as 100.000 individuals m⁻² depending on the season and study site. In some locations the snail population exceeded one million individuals m⁻² in 1992 after larval settlement.

It was shown in laboratory experiments that, during spring, interactions between increasing light and temperature levels determine the germination of overwintering stages of *Enteromorpha* spp.. With adequate temperatures, germination of spores was successful, even under short day conditions. Germination and growth of germlings was optimal between 16 °C and 23 °C. From June / July onwards, the portion of mudsnails overgrown with *Enteromorpha* germlings decreased continually. In some localities of Königshafen Bay, the biomass of *Enteromorpha* was more than 1 kg dry weight m⁻². In July 1992, the distribution of adult plants in Königshafen Bay was mapped and compared to the spring distribution of germlings. *Enteromorpha* adults had the highest representation in the summer in areas with the heaviest overgrowth of mudsnails in spring. In July 1992, the total biomass of *Enteromorpha* amounted to 86 tons for the whole bay. Annual primary net production was calculated to be 76 g C m⁻² yr⁻¹ (assumed vegetation time 90 days).

Adult *Enteromorpha* spp. released high numbers of spores during summer months. In areas with dense algal mats, several billions of vital spores per m⁻² reached the sediment surface. Depending on the biomass of adults, spore release occurred either during the daytime only, or additionally at night. In the field, spores rarely germinated immediately after release during summer; however, in the laboratory this was accomplished throughout the year.

Two potential grazing effects on *Enteromorpha* spp. were investigated experimentally. In spite of its abundance, the mudsnail *Hydrobia ulvae* had no negative effect on the growth of *Enteromorpha* fragments. The lugworm, *Arenicola marina*, on the other hand, was shown to ingest as well as digest spores attached to sand grains. At one of the study sites 387 ± 274 spores g sediment⁻¹ were present in the upper sediment layers of *A. marina* feeding funnels, whereas only 7 ± 16 spores g sediment⁻¹ were found in the lugworm's faecal casts. The importance of other grazers and suspension feeders for the *Enteromorpha* populations in Königshafen Bay is discussed in detail.

By relating the results of this study to nutrient data and weather recordings of the region the potential reasons for dense algal mat development and their annual variability are discussed for the case of Königshafen Bay. Examples are given to demonstrate the bottlenecks on the one hand and the reproductive potential on the other for *Enteromorpha* spores to develop into consolidated mats of adult plants. A concept which considers annual variability as well as long term changes is presented for monitoring macroscopic green algae in the Wadden Sea.

English versions of texts accompanying figures and tables are to be found in the appendix.

ZUSAMMENFASSUNG

Seit Beginn der fünfziger Jahre haben sich die Nährstoffmengen der Nordsee und ihrer angrenzenden Wattgebiete durch anthropogene Einwirkungen erhöht. In Zusammenhang damit wird häufig die Entstehung dichter Grünalgenmatten gesehen, welche seit Ende der siebziger Jahre regelmäßig in den Sommermonaten weite Teile des Wattenmeeres bedecken. Im Nordfriesischen Wattenmeer ist es vor allem die Grünalgengattung *Enteromorpha*, die das Bild auf den Wattflächen prägt. Scheinbar wie aus dem Nichts kann sich *Enteromorpha* innerhalb weniger Wochen im Frühjahr auf den Sand- und Schlickflächen des Gezeitenbereiches über weite Flächen ausbreiten. Im Spätsommer kommt es in den so entstandenen Algenmatten häufig zu einem Massensterben der Epi- und Endofauna, - eine Folge von Zersetzungsprozessen in der Algenmatte sowie eines verminderten Sauerstoffaustausches des Wattbodens mit dem darüberliegenden Wasserkörper.

Diese Arbeit, deren praktischer Teil im Zeitraum von 1992-1994 entstanden ist, zeigt den Entwicklungsgang von *Enteromorpha* spp. in sandigen und schlickigen Wattbereichen des Königshafens von Sylt auf. Das Vorkommen von insgesamt 13 *Enteromorpha*-Arten wurde für den Königshafen nachgewiesen. An der Entwicklung dichter Algenmatten waren vor allem die drei Arten *Enteromorpha flexuosa*, *Enteromorpha prolifera* und *Enteromorpha radiata* beteiligt. Lokal trat *Enteromorpha ralfsii* bestandsbildend auf. Regelmäßig im Gebiet vertreten, wenn auch nur mit geringer Biomasse, waren *Enteromorpha clathrata* und *Enteromorpha torta*.

Die jahreszeitliche Präsenz und Entwicklung der Sporen, Keimlinge und Adulten von *Enteromorpha* spp. ist sowohl durch regelmäßige Probennahmen erfaßt als auch experimentell untersucht worden. Sporen, Keimlingen und adulten Pflanzen von *Enteromorpha* war gemeinsam, daß sie die für ihre Entwicklung ungünstigen Zeiträume monatelang überdauern konnten, ohne daß ihr späteres Wachstum dadurch beeinträchtigt wurde. Im Labor-

Experiment überdauerten Sporen von *Enteromorpha* sowohl bei 5°C als auch bei 15°C im Dunkeln mehr als zehn Monate. Bei der niedrigeren Temperatur überlebten signifikant mehr Sporen als bei 15°C. Bis zu 5 mm große Keimlinge waren bei 5°C nach acht Monaten Dunkelheit noch wachstumsfähig. In Wattgebieten, in denen adulte Pflanzen auch noch in den Wintermonaten präsent waren, konnten diese im Winterhalbjahr zwar keine dichten Bestände mehr ausbilden, produzierten jedoch weiterhin Sporen.

In einem Sandwatt-Gebiet im Königshafen, in dem 1993 nur geringe Mengen an *Enteromorpha* spp. vorhanden waren und in dem während der Wintermonate praktisch kein Sporenfall stattfand, ließen sich im Frühjahr 1994 über 5×10^6 Keimlinge m^{-2} direkt aus dem Sediment auskultivieren und waren bis in über 5 cm Bodentiefe nachweisbar. Zu einer signifikanten Abnahme der Keimlinge kam es erst in den Sedimenthorizonten unterhalb der obersten 3 cm. Der sommerliche Sporenfall von 1993 betrug in dem Gebiet dagegen 82×10^6 Sporen m^{-2} . Das Sediment stellte somit ein Reservoir von Sporen dar, die während der Sommermonate zu Boden gesunken waren. Im Labor konnte gezeigt werden, daß vorwiegend große Sedimentkörner ($> 250 \mu\text{m}$) von *Enteromorpha prolifera*-Sporen besiedelt werden und für deren Auskeimung geeignet sind. Im Freiland waren *Enteromorpha* spp.-Keimlinge allerdings zu keiner Jahreszeit in größerer Menge auf Sandkörnern vorhanden.

Ende April 1992 wurde an 89 Stationen im Königshafen eine quantitative Untersuchung zur räumlichen Verteilung von *Enteromorpha* spp.-Keimlingen durchgeführt. Dabei zeigte sich eindeutig, daß im Königshafen mit seinen vorwiegend mittelsandigen Ablagerungen das Sediment in seiner Funktion als Substrat für heranwachsende Keimlinge nur von untergeordneter Bedeutung war. Es waren vor allem biogen geformte Hartsubstrate, insbesondere das Gehäuse der Wattschnecke *Hydrobia ulvae*, auf denen Keimlinge von *Enteromorpha* vorhanden waren.

Ab Mitte April wurden zahlreiche *Enteromorpha* spp.-Keimlinge auf dem Gehäuse lebender Wattschnecken sichtbar, die sich größtenteils aus den überwinternden Sporen des vorangegangenen Jahres gebildet hatten. Einzelne Gehäuse der nur ein bis vier Millimeter großen Schnecken waren mit über 40 *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen. Je nach Standort entwickelten sich auf bis zu 60 % der Schnecken Keimlinge. Sporen hingegen waren nahezu auf sämtlichen Schnecken nachweisbar. In Abhängigkeit von Jahreszeit und Standort konnte die Abundanz ein- und mehrjähriger Wattschnecken bei über 100.000 Tieren m^{-2} liegen. Nach dem Larvenfall von 1992 waren teilweise weit über eine Million Tiere m^{-2} vorhanden.

In Laborversuchen konnte gezeigt werden, daß im Frühjahr vor allem das Zusammenspiel der ansteigenden Lichtmenge und der Temperatur das Auskeimen der Überwinterungsstadien von *Enteromorpha* spp. beeinflußt. Bei genügend hohen Temperaturen war eine Auskeimung der

Sporen auch unter Kurztag-Bedingungen möglich. Ein Temperaturbereich von 16°C bis 23°C erwies sich für das Auskeimen und anschließende Wachstum als optimal.

Ab Juni / Juli nahm der Anteil mit *Enteromorpha* spp.-Keimlingen bewachsener Wattschnecken im Königshafen ab, während die adulten Pflanzen im gleichen Zeitraum einen deutlichen Zuwachs an Biomasse hatten. Teilweise lag das Trockengewicht der Algen höher als 1 kg m^{-2} . Im Juli 1992 wurden die *Enteromorpha*-Bestände im Königshafen kartiert und mit der mengenmäßigen Verteilung der Keimlinge vom Frühjahr verglichen. In den Gebieten, in denen die Wattschnecken am stärksten mit Keimlingen bewachsen waren, waren die *Enteromorpha*-Vorkommen im Sommer am deutlichsten ausgeprägt. Im Juli 1992 betrug die gesamte Biomasse im Königshafen über 86 Tonnen. Daraus ließ sich bei einer durchschnittlichen Vegetationszeit von 90 Tagen eine jährliche Netto-Primärproduktion von $76 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ errechnen.

Während der Sommermonate entließen die adulten *Enteromorpha* spp.-Pflanzen große Mengen an Sporen ins Wasser. In den Gebieten mit dichten Algenbeständen erreichten mehrere Milliarden auskeimfähige Sporen $\times \text{ m}^{-2}$ den Wattboden. In Abhängigkeit von der Dichte der Algenbestände wurden Sporen entweder nur tagsüber oder auch zusätzlich noch nachts in das Wasser abgegeben. Ein sofortiges Auskeimen der Sporen fand im Königshafen während der Sommermonate kaum statt, dies war im Labor jedoch zu jeder Zeit möglich.

Zwei Experimente wurden zur Beweidung von *Enteromorpha* spp. durchgeführt. Die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* übte, unabhängig von ihrer Dichte, keinen Beweidungseffekt auf *Enteromorpha*-Thalli aus. Der Wattwurm *Arenicola marina* dagegen nahm am Sediment haftende *Enteromorpha*-Sporen auf und verdaute sie. An einer Probennahmestelle befanden sich im Sommer 1993 im Bereich der Einsturztrichter der Tiere 387 ± 274 Sporen $\times \text{ g Sed.}^{-1}$, im Sediment der Kotschnüre waren dagegen nur 7 ± 16 Sporen $\times \text{ g Sed.}^{-1}$ enthalten. Die Bedeutung von weiteren Weidegängern an *Enteromorpha*-Stadien und ihre Bedeutung für die *Enteromorpha*-Bestände im Königshafen wird ausführlich diskutiert.

Anhand der durchgeführten Untersuchungen sowie der Auswertung von Nährstoff- und Wetter-Daten werden exemplarisch für den Königshafen die möglichen Ursachen aufgezeigt, die nicht nur für die massive Entwicklung von *Enteromorpha* spp. im Wattenmeer verantwortlich sind, sondern auch die jährlichen Bestandsschwankungen der Algenbestände erklären. An Beispielen werden die Engpässe und die Möglichkeiten in der Entwicklung von der *Enteromorpha*-Spore bis zur dichten Algenmatte gezeigt. Daraus wurde ein Konzept entwickelt, wie sich ein Monitoring von makroskopischen Grünalgen im Wattenmeer gestalten läßt, das sowohl den jährlichen als auch langfristigen Veränderungen gerecht wird.

INHALTSVERZEICHNIS

1	EINLEITUNG.....	1
2	GEBIETSBESCHREIBUNG.....	4
2.1	Der Königshafen von Sylt.....	4
2.2	Das Keitum-Watt.....	5
3	DER LEBENSZYKLUS VON <i>ENTEROMORPHA</i> SPP. UND BEGRIFFSDEFINITIONEN.....	8
3.1	Der Lebenszyklus von <i>Enteromorpha</i> spp.	8
3.2	Einteilung und Definitionen einzelner Lebensabschnitte von <i>Enteromorpha</i> spp.	10
4	MATERIAL & METHODEN.....	11
4.1	Artenspektrum.....	11
4.2	Kulturbedingungen.....	11
4.3	Sporenansiedlung.....	12
4.4	Überdauerung und Auskeimung von Sporen.....	15
4.5	Jahreszeitliche Präsenz und Verbreitung von Keimlingen.....	17
4.6	Adulte Thalli.....	18
4.7	Beweidung von Sporen und Thallus-Fragmenten.....	19
5	STATISTIK.....	21
6	ERGEBNISSE.....	23
6.1	Sporen.....	23
6.1.1	Der Sporenfall im Jahresgang.....	23
6.1.2	Tageszeitliche Festsetzung von Sporen.....	27
6.1.3	Transport von Sporen in der Wassersäule.....	29
6.1.4	Dunkelresistenz von Sporen.....	31
6.1.5	Überwinterung von Sporen.....	32
6.1.6	Auskeimung von Sporen auf Sedimenten unterschiedlicher Korngröße.....	37
6.1.7	Einfluß der Temperatur auf das Auskeimen von Sporen.....	39
6.1.8	Einfluß der Tageslänge auf das Auskeimen von Sporen.....	41
6.1.9	Wegfraß von Sporen im Sediment.....	42

6	ERGEBNISSE (Fortsetzung).....	
6.2	Keimlinge.....	43
6.2.1	Keimlinge auf der Wattschnecke <i>Hydrobia ulvae</i>	43
6.2.1.1	Jahreszeitliche Präsenz.....	43
6.2.1.2	Bewuchsdichte auf einzelnen Schnecken.....	47
6.2.1.3	Abundanzen von Wattschnecken und Keimlingen.....	50
6.2.1.3.1	Jahreszeitliche Abundanz der Wattschnecken.....	50
6.2.1.3.2	Abundanz bewachsener Wattschnecken.....	53
6.2.1.3.3	Abundanz der Keimlinge.....	55
6.2.1.4	Die Bedeutung der Gehäuselänge für den Bewuchs mit Keimlingen.....	55
6.2.1.5	Länge der Keimlinge auf den Gehäusen der Schnecken	59
6.2.1.6	Abriß von Keimlingen.....	63
6.2.1.7	Arten-Spektrum der Keimlinge.....	64
6.2.2	Keimlinge auf Sandkörnern.....	65
6.2.3	Von den Keimlingen zu den adulten Pflanzen.....	67
6.2.3.1	Verteilung von Keimlingen und adulten Pflanzen im Königshafen.....	67
6.2.3.2	Jahreszeitliche Präsenz der einzelnen Arten; Fragmente im Sediment.....	73
6.3	Adulte Pflanzen.....	77
6.3.1	Die potentielle Beweidung der adulten Pflanzen durch Wattschnecken.....	77
6.3.2	Biomasse und Produktion.....	78
6.3.2.1	Die Biomasse an den drei Dauerstationen.....	78
6.3.2.2	Grünalgen-Biomasse und Verbreitung im Königshafen.....	81
6.3.2.3	Gesamt-Biomasse und Netto-Primärproduktion.....	83
7	DISKUSSION.....	85
7.1	Ausbreitung und Überdauerung der Sporen.....	88
7.1.1	Sporenabgabe und Präsenz in der Wassersäule.....	88
7.1.2	Das Festheften der Sporen am Substrat und ihre Überdauerung.....	96
7.2	Auskeimung und Entwicklung.....	103
7.3	Schlußbetrachtung.....	124
7.3.1	Kurz- und langfristige Veränderungen.....	124
7.3.2	Monitoring.....	127
8	LITERATURVERZEICHNIS.....	131

- ANHANG -

- Statistik
- abiotische Faktoren, Größenverteilung *Hydrobia ulvae*, Keimlingslängen
- English versions of texts accompanying figures and tables

6	ERGEBNISSE (Fortsetzung).....	
6.2	Keimlinge.....	43
6.2.1	Keimlinge auf der Wattschnecke <i>Hydrobia ulvae</i>	43
6.2.1.1	Jahreszeitliche Präsenz.....	43
6.2.1.2	Bewuchsdichte auf einzelnen Schnecken.....	47
6.2.1.3	Abundanzen von Wattschnecken und Keimlingen.....	50
6.2.1.3.1	Jahreszeitliche Abundanz der Wattschnecken.....	50
6.2.1.3.2	Abundanz bewachsener Wattschnecken.....	53
6.2.1.3.3	Abundanz der Keimlinge.....	55
6.2.1.4	Die Bedeutung der Gehäuselänge für den Bewuchs mit Keimlingen.....	55
6.2.1.5	Länge der Keimlinge auf den Gehäusen der Schnecken	59
6.2.1.6	Abriß von Keimlingen.....	63
6.2.1.7	Arten-Spektrum der Keimlinge.....	64
6.2.2	Keimlinge auf Sandkörnern.....	65
6.2.3	Von den Keimlingen zu den adulten Pflanzen.....	67
6.2.3.1	Verteilung von Keimlingen und adulten Pflanzen im Königshafen.....	67
6.2.3.2	Jahreszeitliche Präsenz der einzelnen Arten; Fragmente im Sediment.....	73
6.3	Adulte Pflanzen.....	77
6.3.1	Die potentielle Beweidung der adulten Pflanzen durch Wattschnecken.....	77
6.3.2	Biomasse und Produktion.....	78
6.3.2.1	Die Biomasse an den drei Dauerstationen.....	78
6.3.2.2	Grünalgen-Biomasse und Verbreitung im Königshafen.....	81
6.3.2.3	Gesamt-Biomasse und Netto-Primärproduktion.....	83
7	DISKUSSION.....	85
7.1	Ausbreitung und Überdauerung der Sporen.....	88
7.1.1	Sporenabgabe und Präsenz in der Wassersäule.....	88
7.1.2	Das Festheften der Sporen am Substrat und ihre Überdauerung.....	96
7.2	Auskeimung und Entwicklung.....	103
7.3	Schlußbetrachtung.....	124
7.3.1	Kurz- und langfristige Veränderungen.....	124
7.3.2	Monitoring.....	127
8	LITERATURVERZEICHNIS.....	131
- ANHANG -		
- Statistik		
- abiotische Faktoren, Größenverteilung <i>Hydrobia ulvae</i> , Keimlingslängen		
- English versions of texts accompanying figures and tables		

1 EINLEITUNG

Das Makrophytobenthos des Wattenmeeres hat sich innerhalb dieses Jahrhunderts deutlich gewandelt. Mengenmäßig zurückgegangen sind die Vorkommen von Rot- und Braunalgen, während die Grünalgen stark zugenommen haben (REISE, 1994). Verglichen mit dem Mikrophytobenthos sind Makroalgen auf den Sedimentböden des Gezeitenbereiches in früheren Jahrzehnten kaum in Erscheinung getreten. Heutzutage prägt die Grünalgen-Gattung *Enteromorpha* zusammen mit den Gattungen *Chaetomorpha*, *Cladophora* und *Ulva* das Erscheinungsbild in geschützten Wattenmeerbuchten. Massenentwicklungen dieser Grünalgen sind im Wattenmeer in den Sommermonaten ein sich jährlich wiederholendes Phänomen geworden, das allerdings einer starken Variabilität bezüglich seiner Intensität und Ausdehnung unterworfen ist (REISE & SIEBERT, 1994). Sowohl lockere als auch mehrere Zentimeter dicke Algenmatten haben in den Gebieten, in denen sie vorkommen, einschneidende Veränderungen des Makrozoobenthos und der Fischbestände zur Folge (SOULSBY et al., 1982; HULL, 1987; RAFFAELLI et al., 1989; ISAKSSON et al., 1994; WENHAGE & PIHL, 1994). Im Spätsommer kommt es in den Algenmatten häufig zu einem Massensterben der Epi- und Endofauna (PERKINS & ABBOTT, 1972; BUTTERMOORE, 1977; NICHOLLS et al., 1981), - eine Folge von Zersetzungsprozessen in der Algenmatte sowie eines verminderten Sauerstoffaustausches des Wattbodens mit dem darüberliegenden Wasserkörper.

Die wesentlichen Untersuchungen dieser Arbeit wurden im Königshafen von Sylt durchgeführt. Die ältesten Beschreibungen über das Makrophytobenthos dieses Gebietes gehen bis in das letzte Jahrhundert zurück (MAGNUS, 1874; KUCKUCK, 1896-1903, unveröffentlicht). Einen ersten vollständigen Überblick über die Zusammensetzung der Makroalgen-Gemeinschaft im Königshafen gibt NIENBURG (1927). Verteter der Gattung *Enteromorpha* stellten schon damals eine wesentliche Komponente der Makroalgenvegetation dar. NIENBURG (1927) verwendet dafür den Begriff "*Enteromorpha*-Zone", deren Ausmaße er folgendermaßen beschreibt: "Auf die Quellerzone folgt ein schmaler, im Königshafen etwa 20-30 m breiter Gürtel, der den größten Teil des Jahres über so gut wie kahl erscheint. Nur im Frühjahr und in der ersten Sommerhälfte wird es lebhaft grün erscheinen, es ist die *Enteromorphazone*. [...] Sie ist es, die in den Watten das "Wattblühen" hervorruft." Nach persönlichen Mitteilungen von KORNMANN und SAHLING, die von 1948 bis 1958 botanische Arbeiten im Königshafen durchführten, ist dieses "Wattblühen" jedoch nicht mit der heutigen Massenentwicklung von *Enteromorpha* im Gebiet vergleichbar. Dichte *Enteromorpha*-Matten traten erstmals 1978 auf (REISE, 1983) und sind seitdem regelmäßig in den Sommermonaten vorhanden. In einzelnen Jahren bildeten neben *Enteromorpha* auch noch Vertreter der Gattungen *Chaetomorpha*, *Cladophora* und *Ulva* lokal dichte Matten aus. Im Zusammenhang mit dem verstärkten Vorkommen von *Enteromorpha* im Königshafen wurden dort in den letzten Jahren sowohl die Auswirkungen dieser Algen-Gattung auf das Makrozoobenthos (SCHORIES, 1990), als auch

2 GEBIETSBESCHREIBUNG

Im Königshafen, einer geschützten Wattenmeerbucht im Norden der Insel Sylt (Nordsee) wurden die wesentlichen Untersuchungen dieser Arbeit durchgeführt. Für eine vergleichende Untersuchung fand eine einmalige Probennahme in einem Schlickwatt bei Keitum statt (Abb. 1).

2.1 Der Königshafen von Sylt

Der Königshafen von Sylt ist eine 6,2 km² große, durch den Nehrungshaken des Ellenbogens geschützte Wattenmeerbucht, die sich nach Osten hin öffnet (55°02' N, 08°06' O). Innerer und äußerer Bereich des Königshafens sind durch die Halbinsel Uthörn getrennt. Ein in West-Ost-Richtung ziehender Priel entwässert den inneren Bereich des Königshafens. Neben einer regelmäßigen Probennahme an drei ausgewählten Stationen (Abb. 1, obere Karte) wurden Experimente und Untersuchungen noch an anderen Stellen des Königshafens durchgeführt. Die Lage dieser Gebiete wird an entsprechender Stelle beschrieben.

Der Königshafen ist eines der bestuntersuchten Wattgebiete der Friesischen Küste. Hydrographische und biologische Beschreibungen gehen bis an den Anfang dieses Jahrhunderts zurück (NIENBURG, 1927; WOHLBERG, 1937). Angaben zur Hydrographie und neuere biologische Beschreibungen sind bei REISE (1985) angegeben. Der Tidenhub beträgt durchschnittlich 1,80 m. Die Salinität liegt bei 30 ‰, die Wassertemperatur im Sommermittel bei 15°C, im Wintermittel bei 5°C. Im Anhang dieser Arbeit (siehe: ANHANG - abiotische Faktoren) befinden sich ausgewählte Daten von 1992 und 1993 zur Luft- und Wassertemperatur, Windrichtung, Windstärke, Globalstrahlung, relativen Luftfeuchtigkeit und Regenmenge, die von der Wetterwarte List zur Verfügung gestellt worden sind. Desweiteren sind dort Angaben über den Nährstoff- und Seston Gehalt zu finden, die von der Arbeitsgruppe MARTENS (Biolog. Anstalt Helgoland - Wattenmeerstation) östlich des Königshafens gemessen wurden.

Die Oberflächensedimente des Königshafens sind im Vergleich zu anderen Wattgebieten Nordfrieslands sehr grobkörnig (FIGGE et al., 1980; AUSTEN, 1992). Der äolische Anteil am Oberflächensediment des Königshafens mit mittleren Korngrößen zwischen 0,2 und 0,5 mm (PRIESMEIER, 1970; AUSTEN, 1992; GOLDSCHMIDT et al., 1993) läßt sich von weiten Teilen des Sylter-Romo-Watts (JACOBSEN, 1986; BAYERL, 1992) mit mittleren Korngrößen < 0,15 mm deutlich unterscheiden. Der Anteil grober äolischer Komponenten liegt im Königshafen bei 50%. Sie werden rezent vom Sylter Weststrand und den umgebenden Dünen eingetragen (PRIESMEIER, 1970; GOLDSCHMIDT et al., 1993).

Die Dauerstationen im Königshafen (Abb. 1):

Das Möwenberg-Watt: Die Dauerstation im Möwenberg-Watt befindet sich in einer Entfernung von 200 m zum Ufer. Ein Einfluß der örtlichen Kläranlage von List, die in den äußeren Bereich des Königshafens einmündet, auf dieses sowie auf das folgende Gebiet konnte durch Messungen der Arbeitsgruppe ASMUS & ASMUS (Biolog. Anstalt Helgoland - Wattenmeerstation) nicht festgestellt werden. Zweimal 5,5 Stunden am Tag fällt dieser Bereich im Königshafen trocken (45 cm ü N.N.). Der Median der Korngrößenverteilung liegt bei 0,319 mm (Abb. 2, links oben).

Das Gröning-Watt: Am östlichen Ende des Hauptprielis liegt das Gröning-Watt. Die in diesem Gebiet ausgesuchte Dauerstation liegt an einem Sandhang in einer Entfernung von 50 m zum Ufer. Das Gebiet fällt lediglich für zweimal 3,5 Stunden täglich trocken (20 cm ü. N.N.). In Abhängigkeit von Windrichtung und -stärke unterliegt die Bodenoberfläche des Gröning-Wattes häufigen Veränderungen bezüglich des Ein- beziehungsweise Abtrages von feinen Sedimentpartikeln. Bei Ostwind wird zeitweise Schlick aus einer naheliegenden Bodensenke auf den Sandhang verfrachtet. Im Mai 1993 bestanden nicht mehr als 7 % des Sedimentes aus feinkörnigem Sand ($< 250 \mu\text{m}$), der Median lag bei 0,334 mm (Abb. 2, rechts oben).

Die Tonnenlegerbucht: Ein Prielarm zieht in diese, von einem Nehrungshaken geschützte, Bucht. Ungefähr 150 m von der Dauerstation entfernt befindet sich die Einleitung der Kläranlage des Dorfes List, die bis Juli 1993 noch über keine dritte Klärstufe verfügte, so daß das Gezeitenwasser in dieser kleinen Bucht während der Hauptphase der Untersuchungen stets durch die sich im Abwasser befindenden anorganischen und organischen Schadstoffe belastet war. Die Wattfläche bei der Dauerstation (30 cm ü. N.N. gelegen), welche sich 20 m vom Deich entfernt befindet, fällt täglich durchschnittlich zweimal für jeweils 4 Stunden trocken. Obwohl knapp 10 % der Sedimentpartikel kleiner als 0,125 mm sind, beträgt der Median 0,387 mm (Abb. 2, links unten). Dies liegt vor allem daran, daß bei starkem Wind ein Eintrag grobkörnigen Sandes vom Nehrungshaken in das Gebiet erfolgt.

2.2 Das Keitum-Watt

Ein ausgeprägtes schlickiges Sandwatt-Gebiet befindet sich nördlich vom Hindenburg-Damm. In einem Gebiet 1 km östlich des Ortesendes des Dorfes Keitum wurde in einer Entfernung von 300 m zum Ufer eine Probennahmestelle gewählt ($54^{\circ}53' \text{ N}$, $08^{\circ}23' \text{ O}$). Im Durchschnitt fallen die Wattflächen pro Tide 4 Stunden trocken (30 cm ü. N.N.). Das Sediment weist einen hohen organischen Gehalt auf. Über 40 % der Sedimentpartikel sind kleiner als $250 \mu\text{m}$. Der Median beträgt lediglich 0,117 Millimeter (Abb. 2, rechts unten).

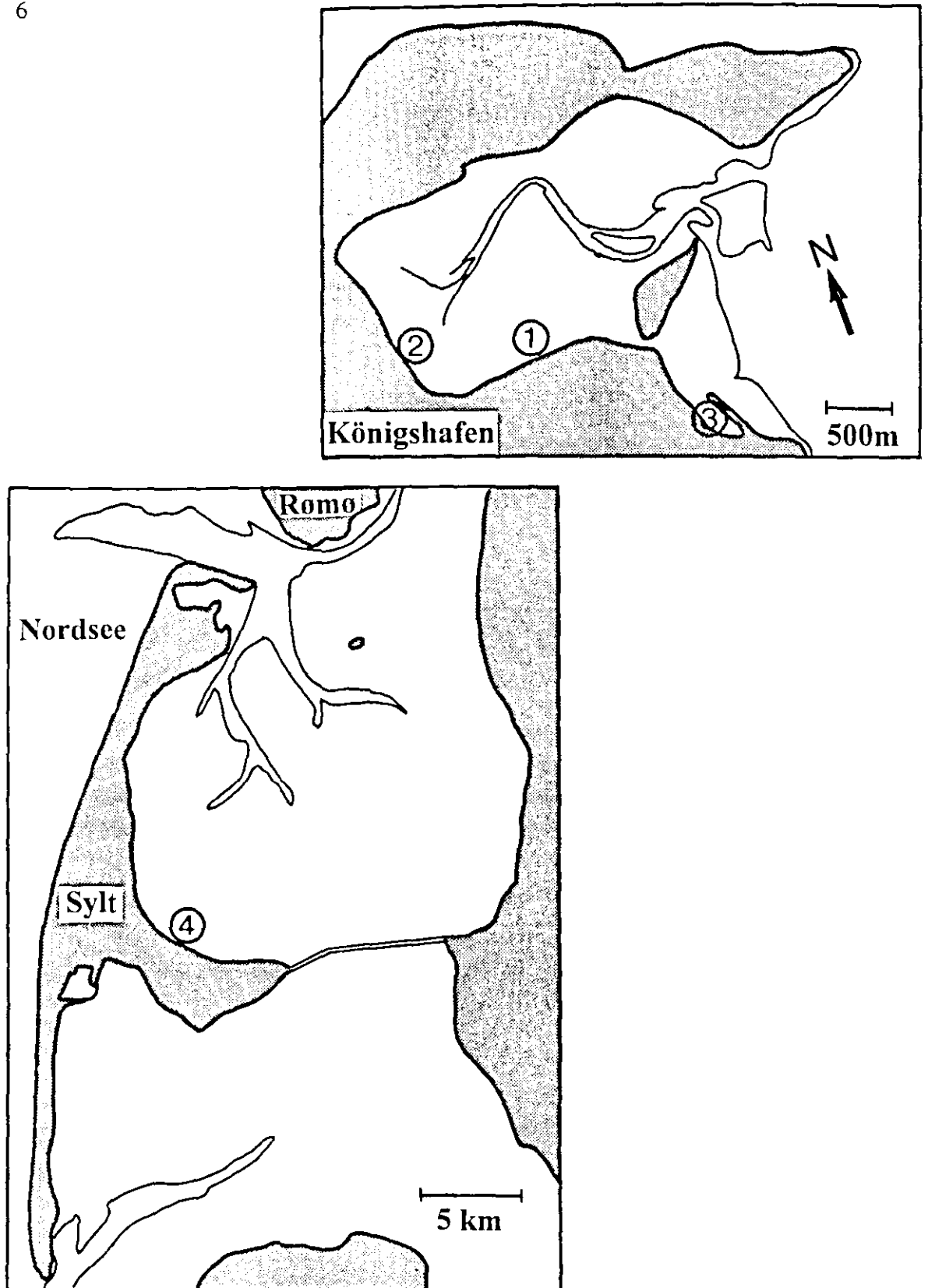


Abb. 1: Die Untersuchungsstandorte im Königshafen von List / Sylt (obere Karte) sowie des Standortes bei Keitum (untere Karte). 1 = Möwenberg-Watt; 2 = Gröning-Watt; 3 = Tonnenleger-Bucht; 4 = Keitum-Watt.

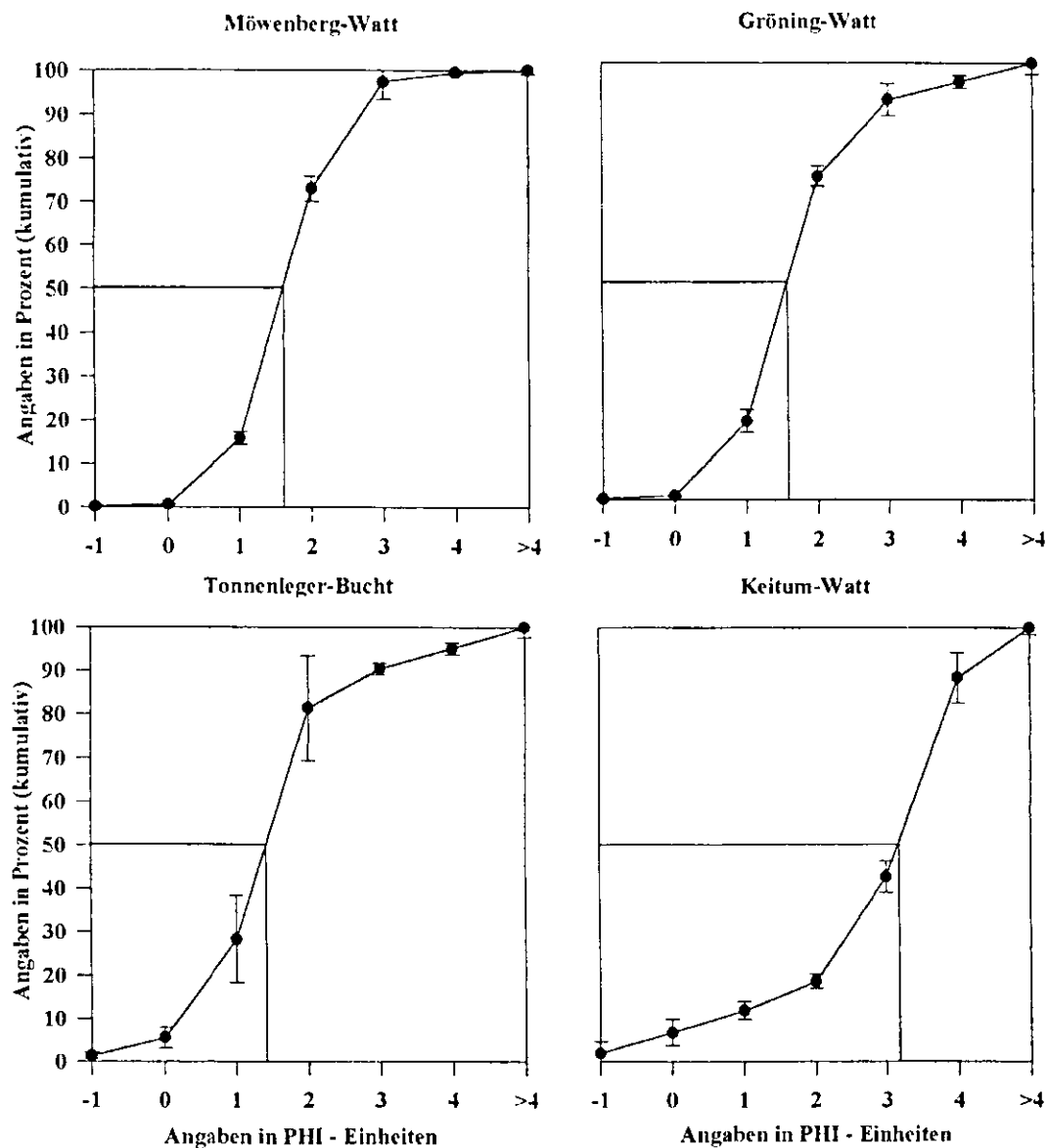


Abb. 2: Kumulative Auftragung der Korngrößenfraktionen aus den Untersuchungsgebieten. Die Korngrößenfraktionen sind in einer PHI-Skala dargestellt ($\text{PHI} = -\log_2$ der Partikelgröße in mm. Mit steigendem Wert von PHI nimmt die Partikelgröße ab. ($n = 6$; Mittelwert $\pm 1\text{SD}$)).

3 DER LEBENSZYKLUS VON *ENTEROMORPHA* SPP. UND BEGRIFFSDEFINITIONEN

3.1 Der Lebenszyklus von *Enteromorpha* spp.

Die Arten der Gattung *Enteromorpha*, die sich sexuell fortpflanzen, haben zwei identische morphologische Generationen in ihrem Lebenszyklus (isomorph diplohaplont). Die eine Generation besteht aus dem diploiden Sporophyten, der viergeißelige Meiosporen (Reduktionsteilung) produziert, die andere aus dem haploiden Gametophyten, der anisogame zweigeißelige Gameten hervorbringt (Abb. 3). Nach der Fusion des meist kleineren männlichen mit dem größeren weiblichen Gameten wächst die daraus hervorhehende Zygote, nachdem sie sich an ein Substrat angeheftet hat, wieder zu einem diploiden Sporophyten heran. Die reproduktiven Zellen keimen direkt in ein Filament aus, das zunächst monoseriat ist, sich später jedoch zu einem offenen Schlauch weiterentwickelt. Bei vielen Arten werden als erstes die rhizoidalen Zellen ausgebildet, so daß eine Verankerung am Substrat gewährleistet ist bevor sich die Filamente ausbilden. Viele Arten und Varietäten der Gattung *Enteromorpha* vermehren sich nur asexuell durch zweigeißelige oder viergeißelige Zoosporen. Desweiteren ist bekannt, daß zumindest bei einigen Arten nichtfusionierte Gameten erneut zu Gametophyten heranwachsen können.

Detailliertere Beschreibungen über den Entwicklungszyklus einzelner *Enteromorpha*-Arten sind bei RAMANATHAN (1939), BLIDING (1963) und KOEMAN & VAN DEN HOEK (1982a, 1982b, 1984) angegeben. Letztere beide Autoren sowie KAPRAUN (1970) beschreiben für einige Arten ausführlich die Abweichungen von dem allgemeinen isomorphen diplohaplonten Entwicklungsschema.



Abb. 3: Schematische Darstellung des Lebenszyklus von *Enteromorpha* spp. (isomorph diplohaplont). Die obere Hälfte zeigt den asexuellen Zyklus mit der Bildung von Zoosporen aus dem Gametophyten. Die untere Hälfte zeigt den sexuellen Zyklus mit der Bildung von Meiosporen aus dem Sporophyten. Die Zyklen sind durch Pfeile verbunden, die den Übergang zwischen den Generationen darstellen.

3.2 Einteilung und Definition einzelner Lebensabschnitte von *Enteromorpha* spp.

Sowohl im deutsch- als auch englischsprachigen Raum existieren keine klaren Begriffsabgrenzungen für die einzelnen Entwicklungsstadien von Makroalgen, wie sie im Freiland vorgefunden werden. Im Gegensatz zu Laboruntersuchungen läßt sich häufig nicht feststellen, aus welchen Vermehrungsstadien eine makroskopisch sichtbare *Enteromorpha*-Pflanze herangewachsen ist. Ebenso wird der Begriff "Keimling" von verschiedenen Autoren unterschiedlich benutzt; einige sehen darin nur das Stadium nach den ersten Zellteilungen, andere fassen den Begriff weiter bis hin zu einem Stadium, in dem die Pflanzen schon ein- bis mehrere Millimeter herangewachsen sind. Ich benutze in der vorliegenden Arbeit für die einzelnen Entwicklungsstadien, die aus Freiland-Probennahmen stammen, nachstehende Begriffe und definiere sie folgendermaßen:

Sporen: Der Sammelbegriff "Sporen" umfaßt alle einzelligen Vermehrungsstadien von *Enteromorpha* spp., die von fertilen Thallusabschnitten freigesetzt werden, unabhängig davon, ob es sich im strengen Sinne um Gameten, Zygoten, Meiosporen oder Zoosporen handelt und ob sie sich in der Wassersäule befinden oder sich bereits auf dem Substrat angesiedelt haben.

Keimlinge: Der Begriff "Keimling" wird für alle *Enteromorpha* spp.-Pflanzen benutzt, die nicht größer als 5 mm sind, über ein intaktes apikales Thallusende verfügen und mit ihren Rhizoiden am Substrat angeheftet sind. Der Übergang zwischen Keimlingen hin zu juvenilen Pflanzen ist dabei jedoch fließend.

Als Keimlinge werden hier auch solche Stadien bezeichnet, die möglicherweise nicht aus einer Spore gekeimt sind, sondern aus einem basalen Überbleibsel adulter Pflanzen erneut herangewachsen sind, da sich diese nicht voneinander unterscheiden ließen.

juvenile Pflanzen: Als "juvenile Pflanzen" bezeichne ich lediglich die *Enteromorpha* spp.-Pflanzen, die aus Keimlingen herangewachsen und zwischen 5 - 50 mm groß sind. Weitere Kriterien waren bei den Felduntersuchungen die noch vorhandene Verankerung der Pflanze am Substrat und ein enger zeitlicher Zusammenhang mit dem Auftreten von Keimlingen im Gebiet.

adulte Pflanzen: Als "adulte Pflanzen" werden von mir alle großen (> 50 mm), makroskopisch sichtbaren *Enteromorpha* spp.-Thalli bezeichnet, unabhängig davon, ob sie an einem Substrat verankert sind oder nicht.

Fragmente: Der Begriff "Fragment" bezeichnet sowohl mikroskopisch kleine als auch wenige Zentimeter große Bruchstücke von *Enteromorpha* spp., die sich im Sediment nachweisen lassen oder in der Wassersäule umhertreiben. Fragmente können auch sekundär verankert sein.

4 MATERIAL & METHODEN

In diesem Kapitel wird lediglich auf die generelle Methodik der einzelnen Untersuchungen eingegangen. Spezielle Vorgehensweisen und weiterführende Erklärungen zu den jeweiligen Untersuchungen sind dem Ergebnisteil zu entnehmen.

4.1 Artenspektrum

Ein Teil der im Freiland gesammelten und zu Untersuchungen herangezogenen Sporen, Keimlinge und adulten Pflanzen von *Enteromorpha* spp. wurde bis auf die Artebene bestimmt. Zur Bestimmung wurden die Algen im Labor mit Hilfe einer Stereolupe und eines Mikroskopes hinsichtlich ihrer Morphologie und Anatomie untersucht. Die Keimlinge der meisten Arten mußten im Labor erst zu juvenilen Pflanzen herangezogen werden bevor ihre taxonomische Einordnung erfolgen konnte. Als Bestimmungsliteratur wurden die Arbeiten von BLIDING (1963) und KOEMAN & VAN DEN HOEK (1982a, 1982b, 1984) herangezogen. Dauerpräparate und Photomaterial wurden von Frau E. KAMINSKI (Inst. für Meereskunde, Kiel) zum Artenvergleich zur Verfügung gestellt. Oft erwies sich eine Anfärbung der stärkehaltigen Zellinhalte, insbesondere der Pyrenoide mit Lugol'scher Lösung als hilfreich (GERLACH, 1977). Die im Königshafen gefundenen Arten wurden von LOTZE (1994) fotografiert und herbarisiert.

4.2 Kulturbedingungen

Wurden Experimente im Labor durchgeführt oder wurde mit Material aus dem Freiland gearbeitet, geschah dies in der Regel immer unter gleichen Kulturbedingungen (auf Abweichungen wird an entsprechender Stelle hingewiesen). Die Temperatur betrug im Kulturraum durchgehend $15^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{ C}$. Die Beleuchtung war zwölf Stunden am Tag

eingeschaltet (7 bis 19 Uhr, Winterzeit). Als Lichtquellen wurden Lumilux Röhrenlampen (L 65 W/21 DS Weiss) der Firma OSRAM verwendet. Die Lichtstärke, mit der das Untersuchungsmaterial bestrahlt wurde, schwankte zwischen $80 - 100 \mu\text{E m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ in Abhängigkeit zur Positionierung zur Lampe. Bei Experimenten mit mehreren Parallelen wurde die Position der einzelnen Proben unter den Lampen jeden zweiten Tag variiert.

Das gesamte aus dem Freiland stammende Kulturmateriel wurde jeweils vor der eigentlichen Untersuchung mit sterilisiertem oder autoklaviertem Seewasser gereinigt. Bei den Laboruntersuchungen wurde ausschließlich autoklaviertes Seewasser benutzt. Als Kultur-Medium wurde PES (Provasoli enriched seawater; PROVASOLI, 1968) verwendet, dem 20 ml GeO_2 (0,25 g / Liter Aqua dest.) und 50 ml Streptomycinsulfat (6,25 g / Liter Aqua dest.) pro Liter Seewasser zugegeben wurden, um ein übermäßiges Wachstum von Diatomeen und Bakterien zu verhindern. Das Kultur-Medium wurde alle sieben Tage gewechselt. Abweichungen von der beschriebenen Vorgehensweise werden bei den einzelnen Untersuchungen erwähnt.

4.3 Sporenansiedlung

Zeitliche und räumliche Untersuchungen zum Sporenfall von *Enteromorpha* wurden an verschiedenen Orten im Königshafen durchgeführt. Im Unterschied zu HOFFMANN & UGARTE (1985) wurde dabei nicht die Anzahl von *Enteromorpha*-Sporen in der Wassersäule bestimmt, sondern es wurden die Sporen ausgewertet, die sich während eines definierten Zeitraums auf Polyethylen-Platten ansiedelten (Abb. 4). Bei meinen Fragestellungen lag der Vorteil dieser Methode darin, daß dabei wirklich nur die Sporen erfaßt wurden, die zu Boden sanken, während diejenigen, die mit dem Wasserkörper verdriftet wurden, unberücksichtigt blieben.

Die besiedelbare Fläche der Platten betrug $62,8 \text{ cm}^2$. Im Labor wurde diese Fläche vorab manuell mit Schmirgelpapier angeraut (Korngröße 40) und anschließend auf Porzellankacheln mit weißer Glasur festgeschraubt. Im Freiland wurden die Kacheln mit Hilfe schmaler Aluminium-Heringe ungefähr 2 cm über dem Wattboden verankert. Dadurch sollte eine potentielle Abweidung der sich auf den Platten ansiedelnden *Enteromorpha*-Sporen durch Weidegänger unterbunden werden. Gelgentlich waren jedoch Kriechspuren der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* auf den Platten sichtbar. Obwohl ein sichtbarer Wegfraß von Sporen entlang der Schleimspuren der Wattschnecken nicht festgestellt wurde, wurde diese Bereiche auf den Platten nicht ausgewertet.

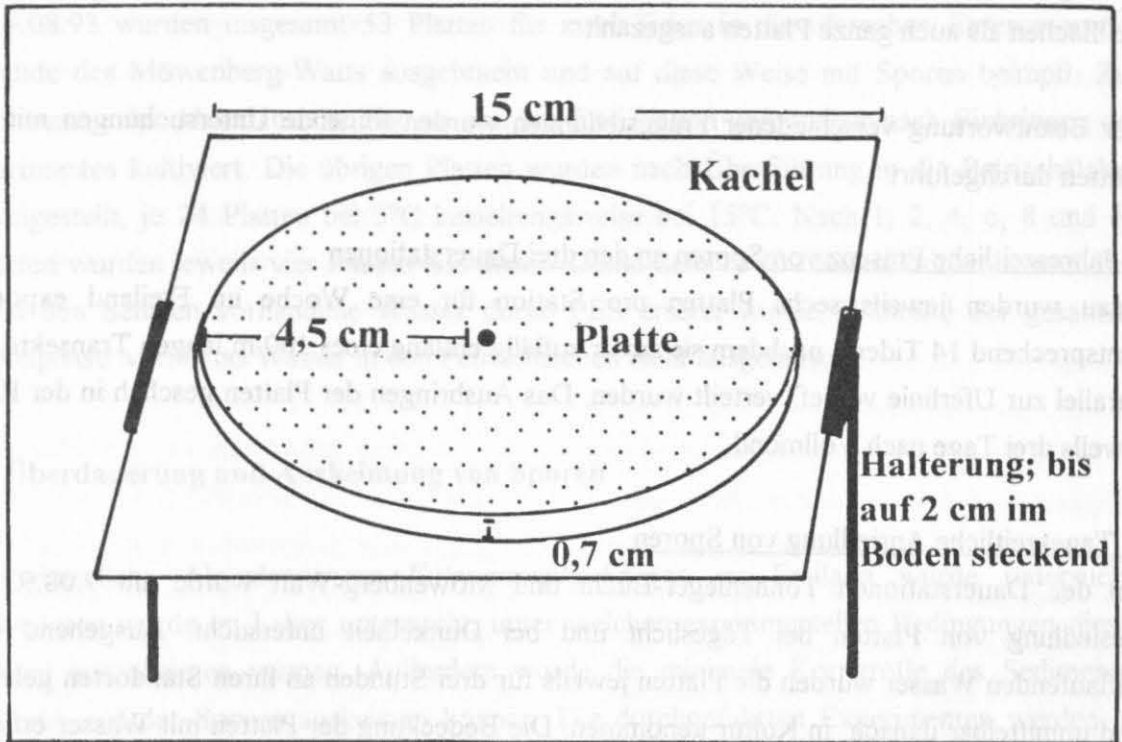


Abb. 4: Darstellung einer Polyethylen-Platte und ihrer Befestigung, wie sie bei den Untersuchungen im Freiland verwendet wurde.

Bei den Untersuchungen wurden vier bis sechs Parallelen pro Versuchsansatz genommen, und die Auswertung im Labor erfolgte stets in der gleichen Art und Weise. Nach Beendigung der Felduntersuchungen wurden die Polyethylen-Platten von den Kacheln gelöst und ins Labor überführt. Die Kacheln selbst wurden zwischen den einzelnen Untersuchungen stets mit heißem Wasser gereinigt. Von den Platten wurden nicht festhaftende Sporen sowie Schwebstoffe und andere Verunreinigungen vorsichtig mit autoklaviertem Seewasser abgespült. Anschließend wurden die Platten in große Petrischalen (Durchmesser = 21,5 cm) überführt, die mit 800 ml PES gefüllt waren. Danach wurden die Behälter in den Kulturraum gebracht. Nach 14 Tagen erfolgte die Auszählung der sich entwickelnden *Enteromorpha*-Keimlinge. Als Mindestmaß wurde eine Fadenlänge von 200 µm genommen, wobei mehrere aufrechte Fäden, die von einem gemeinsamen Rhizoid ausgingen, als eine Pflanze betrachtet wurden. Um etwaige Fehlbestimmungen auszuschließen, wurden die Keimlinge noch mehrere Tage nach ihrer quantitativen Erfassung in den Petrischalen gelassen.

In den Sommermonaten wurden aufgrund der hohen Dichte der *Enteromorpha*-Keimlinge nicht die gesamten Platten ausgewertet, sondern nur jeweils zehn Teilflächen (4 x 4 mm), die

zufällig ausgewählt wurden. Bei Untersuchungen in den Wintermonaten wurden sowohl Teilflächen als auch ganze Platten ausgezählt.

Zur Beantwortung verschiedener Fragestellungen wurden folgende Untersuchungen mit den Platten durchgeführt:

1. Jahreszeitliche Präsenz von Sporen an den drei Dauerstationen

Dazu wurden jeweils sechs Platten pro Station für eine Woche im Freiland exponiert (entsprechend 14 Tiden), nachdem sie zuvor zufällig entlang eines 100 m langen Transekts, das parallel zur Uferlinie verlief, verteilt wurden. Das Ausbringen der Platten geschah in der Regel jeweils drei Tage nach Vollmond.

2. Tageszeitliche Ansiedlung von Sporen

An den Dauerstationen Tonnenleger-Bucht und Möwenberg-Watt wurde am 9.08.93 die Besiedlung von Platten bei Tageslicht und bei Dunkelheit untersucht. Ausgehend vom auflaufenden Wasser wurden die Platten jeweils für drei Stunden an ihren Standorten gelassen und unmittelbar danach in Kultur genommen. Die Bedeckung der Platten mit Wasser erfolgte tagsüber um 15:30 im Möwenberg-Watt und nachts um 3:30; das Ausbringen und Einholen der Platten erfolgte in der Tonnenleger-Bucht, entsprechend den Wasserbedeckungszeiten, jeweils 15 Minuten später.

3. Räumliche Verteilung von Sporen bei zunehmender Entfernung zu einer Algenmatte

Die Anzahl der sich während einer Tide auf den Platten ansiedelnden Sporen wurde am 9.07.93 an fünf Stationen im Möwenberg-Watt untersucht. Der ufernahe Standort wurde so gewählt, daß er innerhalb eines *Enteromorpha*-Bestandes lag. Entfernungen vom Ufer, tageszeitliche Wasserbedeckung und Niveauunterschiede der Platten sind Tabelle 1 zu entnehmen.

Standort	Entfernung vom Ufer	Ausbringen der Platten	Einholen der Platten	Zeit mit Wasserbedeckung	Maximale Wasserbedeckung
Priel (5)	561 m	13:40	0:15	10:35	165 cm
4	484 m	14:20	0:00	9:40	140 cm
3	349 m	15:03	23:21	8:18	110 cm
2	239 m	15:43	22:43	7:00	85 cm
Algen (1)	129 m	16:01	22:10	6:09	64 cm

Tab. 1: Räumliche Verteilung von *Enteromorpha*-Sporen. Angegeben ist die Lage der Polyethylen-Platten vom Ufer, der Zeitraum der Wasserbedeckung der Platten, sowie deren maximale Wasserbedeckung. Das Gezeitenwasser stieg an dem Tag 36 cm höher als das mittlere Hochwasser. Datum: 9.07.93

4. Dunkelresistenz von Sporen

Am 9.08.93 wurden insgesamt 53 Platten für zwei Tiden in die ufernahen *Enteromorpha*-Bestände des Möwenberg-Watts ausgebracht und auf diese Weise mit Sporen beimpft. Zur Abschätzung der Abundanz der Sporen wurden fünf Platten unmittelbar nach Einbringen des Experimentes kultiviert. Die übrigen Platten wurden nach Überführung in die Petrischälchen dunkelgestellt, je 24 Platten bei 5°C beziehungsweise bei 15°C. Nach 1, 2, 4, 6, 8 und 10 Monaten wurden jeweils vier Platten aus dem 5°C und dem 15°C - Raum kultiviert, nachdem das in den Schalen vorhandene Wasser durch PES ersetzt wurde. Während der gesamten Dunkelphase wurde das Wasser in den Petrischälchen nicht ausgetauscht.

4.4 Überdauerung und Auskeimung von Sporen

Die winterliche Abundanz von *Enteromorpha*-Sporen im Freiland wurde untersucht. Desweiteren wurde im Labor untersucht, unter welchen experimentellen Bedingungen dieses Material auszukeimen vermag. Außerdem wurde die minimale Korngröße des Sedimentes bestimmt, auf der Sporen auskeimen können. Die durchgeführten Experimenten werden im Folgenden kurz beschrieben:

1. Überdauerung von *Enteromorpha*-Sporen auf *Hydrobia ulvae*

An den drei Dauerstationen wurden zum Ende des Winters (März 1993) Wattschnecken (*Hydrobia ulvae*) gesammelt, deren Gehäuse bei 50-facher Vergrößerung keinerlei Aufwuchs zeigten. Die Wattschnecken wurden einzeln in kleinen Petrischälchen (9 ml PES) kultiviert. Nach 14 Tagen erfolgte die Auswertung des Experimentes, indem die Anzahl der Wattschnecken-Gehäuse ausgezählt wurde, die nach der Kultivierung einen Bewuchs mit *Enteromorpha*-Keimlingen zeigte. Jeweils 50 Tiere bildeten eine Parallele. Im Möwenberg- und Gröning-Watt wurde zwischen ein- und mehrjährigen Tieren unterschieden, in der Tonnenleger-Bucht war dies aufgrund der heterogenen Größenverhältnisse der Wattschnecken nicht möglich. In der Tonnenleger-Bucht (Versuchsbeginn 17.03.93) und im Gröning-Watt (30.03.93) wurden jeweils sechs Parallelen genommen, im Möwenberg-Watt (24.03.93) vier Parallelen.

2. Überdauerung von *Enteromorpha*-Sporen im Sediment

Am 10.02.94 wurden an der Dauerstation im Möwenberg-Watt mit einem Stechrohr (6,9 cm Durchmesser) acht Sedimentkerne bis in eine Tiefe von fünf Zentimetern genommen. Jeder Sedimentkern wurde horizontal in fünf Schichten zerlegt (Schichtdicke 1 cm). Die einzelnen Sedimentschichten wurden auf den Anteil in ihr enthaltener *Enteromorpha*-Fragmente und die Anzahl mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsener Sedimentkörner untersucht. Anschließend wurde die Sedimentfraktionen (mit Ausnahme der bewachsenen Sandkörner) in Petrischälchen (21,5 cm Durchmesser, 800 ml PES) überführt und kultiviert. Die Versuchsauswertung

erfolgte nach 14 Tagen. Die Abundanzen der in den Sedimentproben enthaltenen Wattschnecken wurden ebenfalls ausgezählt und ihr Bewuchs mit *Enteromorpha*-Fäden wurde ausgewertet. Jeweils 50 unbewachsene Tiere pro Sedimentkern wurden in Kultur genommen. (Kulturmethode siehe unter 1.).

3. Auskeimung von *Enteromorpha prolifera* auf Sedimenten unterschiedlicher Korngröße

Getestet wurde, ob grobe und feine Sandkörner gleich gut geeignet sind für die Auskeimung von *Enteromorpha prolifera*-Zoosporen. Dazu wurde aus dem Königshafen stammendes Sediment 72 Stunden lang bei 70°C erhitzt und anschließend über einen Siebsatz (63 µm, 125 µm, 250 µm, 500 µm, 1000 µm) in verschiedene Fraktionen aufgetrennt. Im Freiland wurden am 18.08.93 fertile Sporophyten von *Enteromorpha prolifera* gesammelt, mit autoklaviertem Seewasser gespült und über Nacht bei 15°C feucht gehalten. Die Zugabe von 800 ml autoklaviertem Seewasser führte am nächsten Morgen zu einem Ausschwärmen der Sporen. Die so erhaltene Sporensuspension wurde durch ein 125 µm Sieb gegossen, um größere Thallusfragmente und andere Fremdkörper grob zu entfernen. Die Anzahl der in der Suspension enthaltenen Sporen wurde mit Hilfe eines Utermöhl-Mikroskopes ausgezählt. In einem Milliliter Suspension waren 34×10^6 Sporen $\pm 10\%$ enthalten. Für den eigentlichen Versuch wurden jeweils acht Petrischälchen (Durchmesser = 8,5 cm) mit 4 cm³ einer Korngrößenfraktion gefüllt, und dieses Sediment wurde gleichmäßig auf dem Boden verteilt. Anschließend wurden 40 ml PES und 15 ml der Sporensuspension in die Schalen gefüllt. Das Beimpfen der Sedimentfraktionen mit Sporen erfolgte in wahlloser Reihenfolge. Eine direkte Entwicklung von *Enteromorpha prolifera*-Keimlingen auf den Petrischälchen wurde bei Versuchsende nicht festgestellt. Die Auswertung des Experimentes erfolgte semi-quantitativ, indem pro Petrischale 10 zufällig ausgesuchte Raster (4 x 4 mm²) mit jeweils 100 Untereinheiten betrachtet wurden. Dabei wurde die Anzahl der Untereinheiten mit *Enteromorpha prolifera*-Keimlingen ausgezählt. Die so erhaltenen Werte pro Raster lagen also zwischen 0 - 100.

4. Einfluß der Temperatur auf das Auskeimen von *Enteromorpha*-Sporen

Mit Hilfe einer Temperaturorgel wurde ein Temperaturgradient von + 5°C bis + 30°C erzeugt. Jeweils 16 Petrischalen mit je einer Wattschnecke ohne sichtbaren *Enteromorpha*-Bewuchs wurden in einem Temperaturbereich eingesetzt, der sich über drei bis vier Temperaturgrade erstreckte. Ein Wasserwechsel erfolgte während der zwölf-tägigen Versuchsdauer nicht. Bei der Auswertung wurde nicht nur zwischen bewachsenen und unbewachsenen Schnecken unterschieden, sondern außerdem der jeweils längste *Enteromorpha*-Thallus pro Schnecke vermessen. Schnecken, deren Gehäuse innerhalb dieses Zeitraumes ohne Aufwuchs blieben, wurde bei 15°C und erneutem Wasserwechsel noch einmal für eine Woche nachkultiviert. Damit sollte festgestellt werden, ob ein fehlendes Auskeimen auf die Abwesenheit

mikroskopischer *Enteromorpha*-Stadien zurückzuführen war, oder ob die Temperaturbedingungen ungeeignet waren.

5. Einfluß der Tageslänge auf die Keimung von *Enteromorpha*-Sporen

Das Auskeimvermögen von *Enteromorpha*-Sporen auf Gehäusen der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* (Methode siehe unter 1.) wurde bei drei verschiedenen Tageslängen getestet.

8 Std. Licht / 16 Std. Dunkelheit

12 Std. Licht / 12 Std. Dunkelheit

16 Std. Licht / 8 Std. Dunkelheit

Die tägliche Lichtdosis (Anzahl der Photonen pro Tag) wurde zwischen den drei Ansätzen nicht konstant gehalten, sondern steigerte sich entsprechend der zunehmenden Tageslänge. Nach einer Kulturdauer von zehn Tagen wurde untersucht, auf wieviel Prozent der Schneckengehäuse sich *Enteromorpha*-Thalli ausgebildet hatten, und der jeweils längste Thallus pro Gehäuse wurde vermessen. Pro Ansatz wurden sechs Parallelen mit je 45-50 Tieren gebildet.

4.5. Jahreszeitliche Präsenz und Verbreitung von Keimlingen

Die jahreszeitliche Präsenz von *Enteromorpha*-Keimlingen auf Sandkörnern und Wattschnecken-Gehäusen wurde an den drei Dauerstationen im Königshafen regelmäßig untersucht. Desweiteren wurde eine einmalige Probennahme in einem Wattgebiet bei Keitum (21.05.92) sowie eine flächendeckende Beprobung im Königshafen durchgeführt (23.04.92). Bei letzterer wurden 89 Stationen von der Größe eines Hektars ausgewählt und auf den Bewuchs von *Hydrobia ulvae* mit *Enteromorpha*-Keimlingen hin untersucht. Sedimentproben wurden von 44 Stationen genommen.

Die Probennahme an den jeweiligen Stationen wurde folgendermaßen durchgeführt:

1. Bewuchs der Wattschnecken:

Mit einem Stechrohr wurden jeweils sechs Bodenproben (20 cm² Oberfläche x 5 cm² Einstichtiefe) genommen. Die in den Sedimentkernen enthaltenen Wattschnecken wurden unter fließendem Süßwasser über ein Sieb (1 mm Maschenweite) vom Sediment getrennt und bei 25-facher Vergrößerung auf ihren Bewuchs hin untersucht. Sämtliche Schnecken, die bei den Probennahmen bis zum Juli 1992 von einem Sieb mit 1 mm Maschenweite zurückgehalten wurden, wurden als ein- oder mehrjährig bezeichnet. Tiere, die aus dem Larvenfall von 1992 stammten, wurden ab Juli 1992 zunächst in einem zweiten Sieb mit einer Maschenweite von 0,5 mm gefunden. Sie wurden in der Folgezeit stets als juvenile Tiere bezeichnet. Im Verlauf

der Zeit wurden die juvenilen Tiere auch zunehmend von dem Sieb mit 1 mm Maschenweite zurückgehalten. Aufgrund ihrer geringen Größe ließen sie sich zumindest im Möwenberg-Watt und im Gröning-Watt eindeutig von den älteren Schnecken unterscheiden, so daß sie in diesen beiden Gebieten bis zum Ende der Untersuchungen getrennt von den älteren Schnecken ausgezählt wurden. An zwei Zeitpunkten im Jahr wurde die Größenverteilung der Tiere erfaßt.

Aus den Proben der drei Dauerstationen wurden jeweils 20 Schnecken genommen, deren Gehäuse *Enteromorpha* spp.-Thalli trugen. Diese wurden für eine Woche bei 15°C kultiviert, um die Keimlinge nach einem weiteren Heranwachsen auf Artniveau zu bestimmen. Waren an den einzelnen Standorten in den sechs Parallelen insgesamt weniger als 20 bewachsene Tiere enthalten, so wurde lediglich die Gesamtzahl dieser Schnecken benutzt.

2. Bewuchs der Sandkörner:

Die Beprobung des Oberflächensedimentes erfolgte mit Plastikspritzen (Durchmesser = 2,9 cm), bei denen die Spitze abgeschnitten wurde. Die Spritzen wurden als Stechrohre benutzt, wobei mit Hilfe des Spritzenstempels das eingeschlossene Sediment soweit herausgedrückt und verworfen wurde, daß lediglich eine 3 mm starke Schicht in der Spritze übrigblieb. Diese stellte die ursprünglich oberste Schicht des Sedimentkernes dar. Aufgrund des kleinen Spritzendurchmessers wurden jeweils zwei Sedimentkerne als eine Parallele behandelt ($n = 6$). Im Labor wurden die Schwebstoffe von dem übrigen Sediment dekantiert und verworfen, da Voruntersuchungen ergeben hatten, daß Schwebstoffe frei von *Enteromorpha*-Keimlingen sind. Der verbleibende Rest des Sedimentes wurde so in die Petrischälchen verteilt, daß die Sandkörner einzeln nebeneinander lagen und auf ihren Bewuchs hin untersucht werden konnten.

4.6 Adulte Thalli

Parallel zu den Untersuchungen an den drei Dauerstationen zur jahreszeitlichen Präsenz von *Enteromorpha*-Sporen und -Keimlingen, wurden jeweils Biomasse-Proben der im Gebiet vorhandenen Grünalgen genommen. Die Probennahmegröße schwankte zwischen 0,04 m² und 1,00 m² ($n = 6$). Die Differenzen in der Probennahmegröße erklären sich durch die ungleiche Verteilung der Makroalgen in den Untersuchungsgebieten und jahreszeitlichen Veränderungen in ihrer Abundanz. Zur Trockengewichtsbestimmung wurden die Algen zunächst mit Süßwasser gespült, um anhaftende Sandkörner, Salzkristalle und Tiere, vor allem *Hydrobia ulvae*, zu entfernen. Dann wurden die Algen 72 Stunden lang bei 70°C getrocknet und anschließend gewogen.

Gleichzeitig zu den Biomasse-Proben wurden von April 1992 bis April 1993 an den drei Dauerstationen auf einer Fläche von jeweils einem Hektar gezielt adulte Pflanzen von

Enteromorpha spp. gesammelt, um die qualitative Zusammensetzung der *Enteromorpha*-Arten für alle Standorte und zu jeder Jahreszeit festzustellen.

Die Grünalgenbedeckung im gesamten Königshafen wurde im April 1992 und Juli 1992 kartiert. Dies geschah durch Einteilung der Bucht in Areale zwischen 2.500 - 10.000 m² Größe. Jedem einzelnen Areal wurde nach folgendem Schema ein bestimmter Bedeckungsgrad zugeordnet:

- 0-1% Bedeckung (ohne Grünalgen)
- 2-10% Bedeckung (wenig Grünalgen vorhanden)
- 11-30% Bedeckung (Grünalgen mäßig vertreten)
- 31-70% Bedeckung (Grünalgen häufig vertreten)
- 71-100% Bedeckung (Grünalgen mattenbildend)

Im Juli 1992 wurden zusätzlich an 66 Stationen insgesamt 231 Algenproben genommen, um aus den Bedeckungsgraden die gesamte Biomasse an Grünalgen im Königshafen (mit Ausnahme des Uthörner Außenwattes) abzuschätzen.

4.7 Beweidung von Sporen und Thallus-Fragmenten

In zwei Untersuchungen wurden geprüft, ob (1) der Wattwurm *Arenicola marina* am Sediment anhaftende *Enteromorpha*-Sporen verdaut und ob (2) die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* *Enteromorpha*-Fragmente abweidet oder zumindest deren Wachstum beeinflusst.

1. *Arenicola marina*

Im Möwenberg-Watt wurden im August 1994 bei Niedrigwasser zum einen Sedimentproben (n=8) von Einsturztrichtern des Wattwurmes *Arenicola marina* genommen und zum anderen frisch abgelassene Kotschnüre (n=8) des Wattwurmes in Petrischalen mit Öffnungen im Boden aufgefangen (Abb. 5). Die so erhaltenen Sedimentproben wurden für 14 Tage in 800 ml PES kultiviert. Anschließend wurde die Anzahl sich entwickelnder *Enteromorpha*-Keimlinge ausgezählt und auf Gramm Trockengewicht des Sedimentes bezogen.

2. *Hydrobia ulvae*

Im August 1993 wurde im Labor getestet, ob die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* *Enteromorpha*-Fragmente frisst oder deren Wachstum beeinflusst. Jeweils 7x8 Petrischalen (8,5 cm Durchmesser, 75 ml PES), in denen sich 10, 25 oder 50 juvenile beziehungsweise 10, 25 oder 50 adulte Wattschnecken oder keine Wattschnecken befanden, wurden mit kurzen

Enteromorpha-Fragmenten gefüllt (0,110 - 0,140 g Feuchtgewicht) und zwölf Tage kultiviert. Das Kulturmedium wurde alle drei Tage gewechselt. Zum Schluß des Experimentes wurde die Gewichtsveränderung der Algen gemessen.

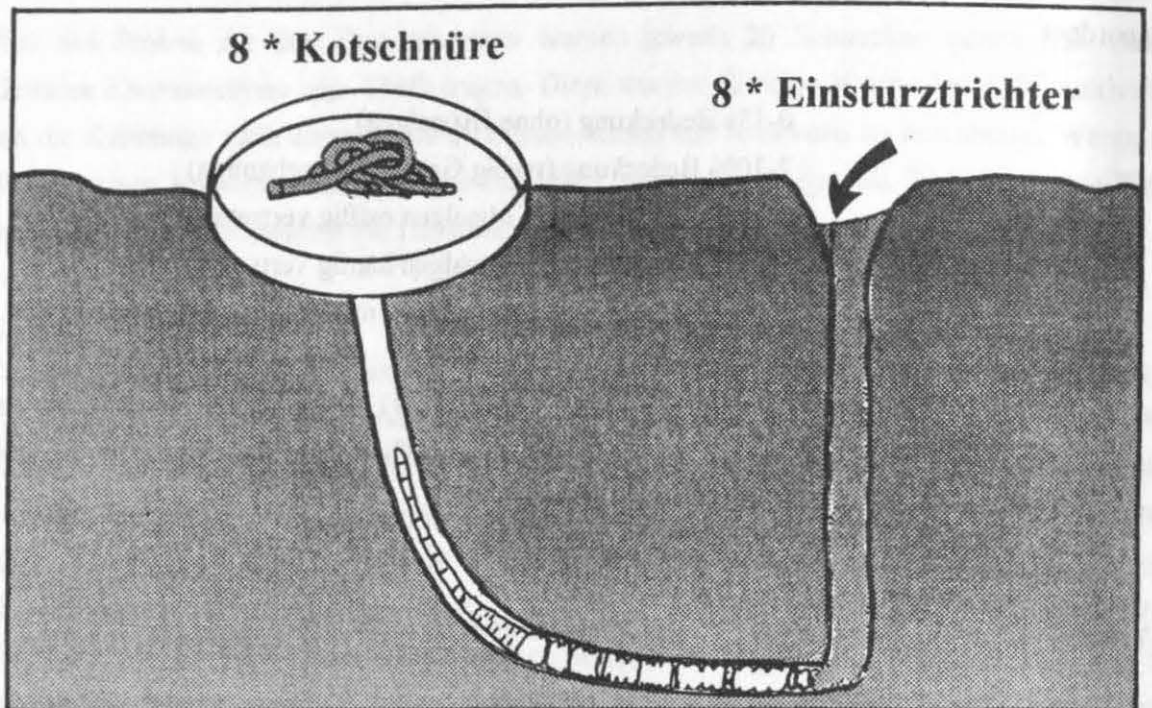


Abb. 5: Probennahme-Schema der Untersuchung zur Verdauung von *Enteromorpha*-Sporen durch den Wattwurm *Arenicola marina*. Anmerkung: Die Proben am Einsturztrichter und die der Kotschnüre wurden nicht vom selben Tier genommen.

5 STATISTIK

Für die Darstellung der Daten wurden das arithmetische Mittel und die Standardabweichung verwendet ($\bar{x} \pm 1 \text{ SD}$). Die Auswertung der Daten wurde mit einem Statistik - Programm der Firma STATSOFT (1991) durchgeführt. Eine eingehende Beschreibung der jeweils durchgeführten Tests ist bei SACHS (1984), SOKAL & ROHLF (1981), BORTZ et al. (1990) oder LOZAN (1992) nachzulesen. Die Durchführung der Varianzanalysen erfolgte nach Angaben von UNDERWOOD (1981) und HURLBERT (1984). Sämtliche Einzelergebnisse der durchgeführten statistischen Untersuchungen sind in einem speziellen Anhang dieser Arbeit aufgeführt. Für jede durchgeführte statistische Auswertung einer Untersuchung ist im Ergebnisteil jeweils ein Querverweis (Fußnote) angegeben, der zur entsprechenden Stelle im Statistik-Anhang führt. Damit soll dem interessierten Leser die Möglichkeit gegeben werden, sämtliche Schritte der statistischen Auswertung nachzuvollziehen, auf die im Ergebnisteil aus Gründen der Überschaubarkeit nicht detailliert eingegangen wird.

Je nach Fragestellung, experimentellem Aufbau und Probennahmedesign wurden folgende parametrische und nichtparametrische statistische Tests durchgeführt, die gegebenenfalls durch Anschlußtests (TUKEY-Test, STUDENT-NEWMAN-KEULS-Test, NEMENYI- Vergleiche) ergänzt wurden.

T-Test: Dieser Test wurde für den Vergleich zweier unabhängiger normalverteilter Stichproben benutzt.

ANOVA (Varianzanalyse): Die Homogenität der Varianzen wurde bei jeweils gleichem Stichprobenumfang nach HARTLEY, COCHRAN und BARTLETT getestet. Bei Bedarf wurden Transformationen der Daten vorgenommen. Die Varianzen galten als homogen, wenn das Signifikanzniveau $P = 0,05$ überschritten wurde. Die Varianzanalyse wurde allerdings auch für solche Daten durchgeführt, bei denen das Signifikanzniveau auch nach Transformation der Daten $P < 0,05$ betrug, jedoch größer als $P = 0,01$ war. Dieser letzte Fall und mögliche Konsequenzen daraus werden bei UNDERWOOD (1981, Seite 534 und folgende) ausführlich diskutiert. Im Ergebnisteil wird auf solche Fälle hingewiesen, im Anhang ist dann das genaue Maß der Abweichung nachzulesen.

Es wurden sowohl einfache als auch zweifache Varianzanalysen mit stets festen Faktoren durchgeführt. Anschließend wurden multiple Mittelwertvergleiche nach TUKEY oder nach STUDENT-NEWMAN-KEULS durchgeführt. Letzterer Test wurde vor allem dann angewandt, wenn das Interesse auf der Bildung homogener Gruppen mit Hilfe kritischer Rangzahlen ($P < 0.05$) basierte und nicht auf signifikante Unterschiede einzelner Datenpaare.

U - Test: Wurden nur einzelne unabhängige Stichproben miteinander verglichen, bei denen die Voraussetzungen für den T-Test nicht erfüllt waren, fand der U-Test Verwendung.

H-Test nach KRUSKAL & WALLIS (Rangvarianzanalyse): Der H-Test wurde dann benutzt, wenn die Voraussetzungen für die Durchführung eines U-Tests erfüllt waren, jedoch nicht diejenigen für eine Varianzanalyse (z. B. fehlende Homogenität der Varianzen). Da dieser Test bei mehreren unabhängigen Stichproben keine Auskunft darüber gibt, zwischen welchen von diesen ein signifikanter Unterschied besteht, wurde als Anschlußtest der Schnelltest nach NEMENYI ($P < 0.05$) benutzt.

KOLMOGOROV-SMIRNOV-Test: Dieser Test wurde nur für eine Fragestellung angewendet. Es wurde die Hypothese geprüft, ob sich die Größenspektren von mit *Enteromorpha* spp. bewachsenen Schnecken (*Hydrobia ulvae*) signifikant von Schnecken ohne Bewuchs unterscheiden lassen oder ob sie der gleichen Grundgesamtheit angehören.

Im Statistik-Anhang sind die genauen Signifikanzen (P-Werte) angegeben. Im Ergebnisteil wurde folgende gängige Einteilung für die oberen Signifikanzschranken gewählt:

$P = 0,05$ (*)

$P = 0,01$ (**)

$P = 0,001$ (***)

Bei $P > 0,05$ wurden Unterschiede als nicht signifikant (n.s.) betrachtet.

6 ERGEBNISSE

Der Ergebnis-Teil gliedert sich in die drei Abschnitte: Sporen, Keimlinge und adulte Pflanzen. Im ersten Abschnitt werden die Ansiedlung von *Enteromorpha*-Sporen, die Überwinterung und die Experimente zur Auskeimung behandelt. Im darauffolgenden Abschnitt wird die jahreszeitliche Präsenz von Keimlingen dargestellt unter besonderer Berücksichtigung der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* als Substrat. Der letzte Teil der Ergebnisse zeigt die jahreszeitliche Entwicklung und Produktion der adulten Pflanzen auf und vergleicht die Bedeutung von *Enteromorpha* im Königshafen mit der von anderen Grünalgen-Beständen. Um eine Überschaubarkeit des Ergebnisteiles zu gewährleisten, sind jedem Abschnitt oder Teilabschnitt die wesentlichen Fragen vorangestellt, die mit der jeweiligen Untersuchung beantwortet werden sollten.

6.1 Sporen

Enteromorpha -Bestände entwickeln sich in jedem Frühjahr in unterschiedlich starker Menge im Wattenmeer. Welche Stadien sind es, die ihre Entwicklung einleiten? Welche Bedeutung haben Sporen in Gebieten, in denen ein festes Substrat kaum vorhanden ist? Wann und unter welchen Umständen keimen diese Sporen aus? Die Klärung solcher Fragen wird zumindest ansatzweise in diesem Abschnitt behandelt.

6.1.1 Der Sporenfall im Jahresgang

In welcher Jahreszeit im Jahr findet der Sporenfall von *Enteromorpha* im Königshafen statt?

Sporen von *Enteromorpha* ließen sich an allen drei Dauerstationen zu fast jeder Jahreszeit nachweisen (Abb.6). Lediglich bei einer Probennahme im Februar 1994 blieben sämtliche Platten ohne Bewuchs. Dies lag daran, daß die Platten vollständig von einer Eisschicht bedeckt waren, die eine mögliche Ansiedlung von Sporen aus der Wassersäule verhinderte. Die größte Ansiedlung von Sporen erfolgte in den drei Untersuchungsgebieten in den Monaten Mai bis Oktober 1993, einhergehend mit der größten Präsenz von adulten Pflanzen in den jeweiligen Gebieten, beziehungsweise in deren näheren Umgebung. In den nachfolgenden Herbst- und Wintermonaten war ein Sporenfall hingegen kaum zum verzeichnen. Dieser setzte verstärkt erst wieder ab Mai 1994 ein.

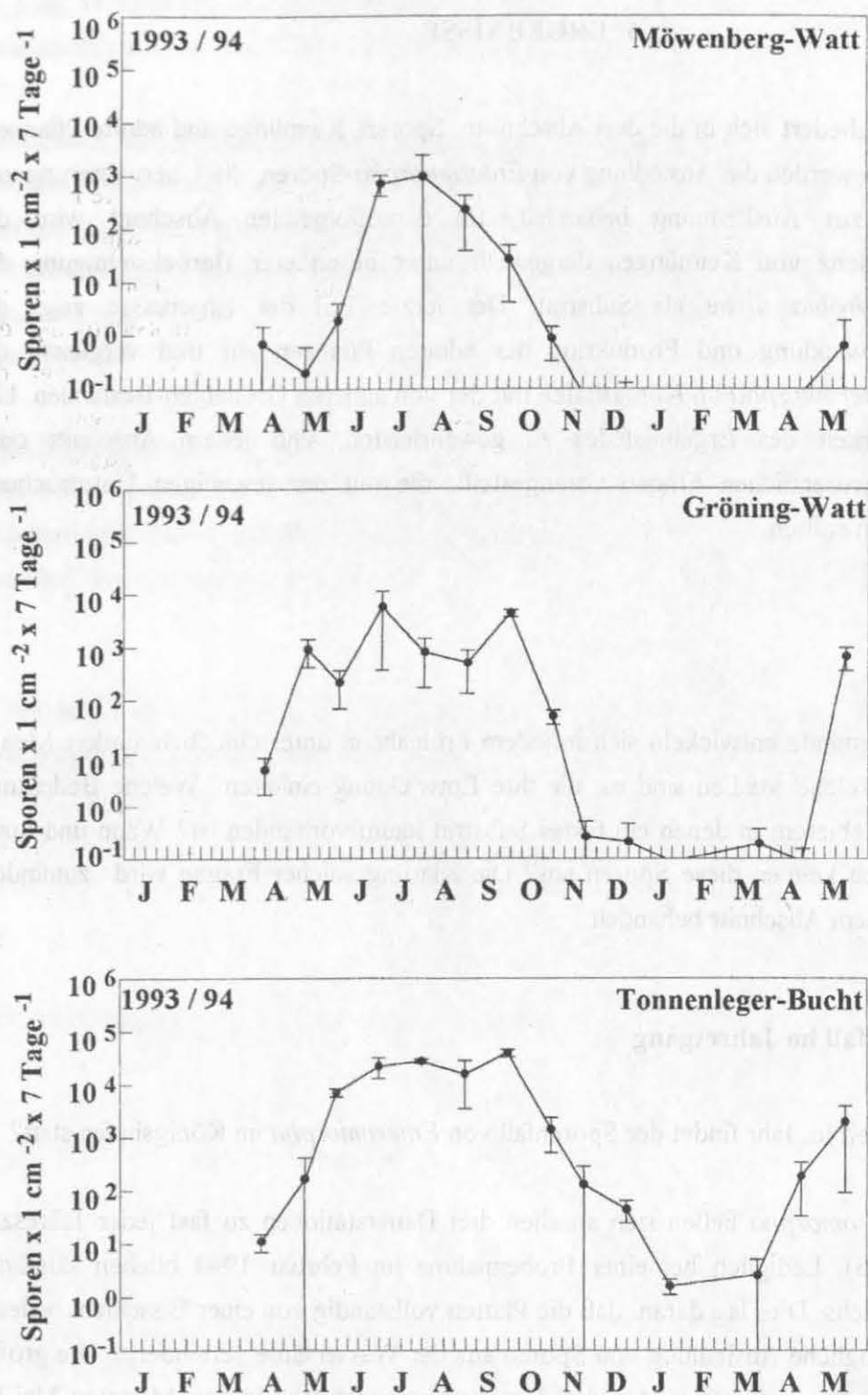


Abb. 6: Sporenfall von *Enteromorpha* an drei Dauerstationen im Königshafen. Angegeben ist die Anzahl von Sporen, die sich im Freiland innerhalb von sieben Tagen auf Platten angesiedelt hatten und anschließend in der Kultur ausgekeimt sind ($n = 6$; Mittelwert $\pm 1SD$, logarithmischer Maßstab).

An den drei Stationen ließen sich signifikante Unterschiede im Sporenfall zwischen den Sommer- und Wintermonaten mit dem H-Test nach KRUSKAL-WALLIS und anschließenden NEMENYI-Vergleichen aufzeigen¹):

Möwenberg-Watt: Im Möwenberg-Watt fand die geringste Besiedlung der Platten mit Sporen statt. Erst ab Mai nahm die Anzahl der ausgekeimten Pflanzen auf den Platten zu, eine maximale Sporenfestsetzung wurde Ende Juli 1993 festgestellt. Trotzdem fanden sich zu diesem Zeitpunkt lediglich 960 ± 1390 ausgekeimte Sporen $\text{cm}^{-2} \times 7 \text{ Tage}^{-1}$ auf den Platten. Der *Enteromorpha*-Gürtel des oberen Gezeitenbereiches hatte sich 1993 nicht bis zu der Station im Möwenberg-Watt ausgedehnt, so daß nur sehr geringe Mengen an adulten Thalli in unmittelbarer Nähe der Platten vorhanden waren. Die meisten Sporen wurden sicherlich über die Wassersäule bis zu den Platten transportiert (siehe Kapitel 6.1.2). Schon ab September befanden sich kaum noch Sporen auf den Platten. In den nachfolgenden Monaten wurden nie alle Parallelen von *Enteromorpha*-Sporen besiedelt. Fast durchweg bis April 1994 blieb die Gesamtanzahl ausgekeimter Sporen unter zehn Thalli pro Platte ($62,8 \text{ cm}^2$). Eine verstärkte Sporenansiedlung setzte erst wieder im Mai 1994 ein.

Gröning-Watt: Im Gröning-Watt war die Besiedlung der Platten mit *Enteromorpha*-Sporen in den Sommermonaten sehr heterogen. In diesem Gebiet hatte sich 1993 im Gegensatz zu den Vorjahren keine geschlossene Algenmatte ausgebildet. Es waren nur lockere Bestände vorhanden, die bei stärkeren Winden des öfteren umgelagert, zusammen- oder auch weggetrieben wurden. Dadurch erklärt sich die stark variierende Ansiedlung von Sporen auf den Platten während der Sommermonate. Im Juni keimten mit 5605 ± 5240 Sporen $\text{cm}^{-2} \times 7 \text{ Tage}^{-1}$ die meisten Sporen aus. Auffällig war im Gröning-, aber auch im Möwenberg-Watt, daß zum Teil sehr starke Unterschiede im Bewuchs der einzelnen Parallelproben auftraten, wodurch sich die zum Teil sehr großen Standardabweichungen ergaben. Dies ist auf die unregelmäßig verteilten *Enteromorpha*-Bestände zurückzuführen. Platten, an denen driftende *Enteromorpha*-Thalli hängengeblieben waren, hatten im Labor den stärksten Aufwuchs an Keimlingen zu verzeichnen.

Tonnenlegerbucht: Die Tonnenleger-Bucht wies als einzige der drei Dauerstationen während der Sommermonate eine dichte Algenmatte von *Enteromorpha* auf. Hier wurde von Mai bis Oktober eine extrem hohe Anzahl von Sporen auf den Platten festgestellt. Die einzelnen Keimlinge wuchsen auf den Platten dicht an dicht, so daß kaum ein nichtbesiedelter Zwischenraum ausgemacht werden konnte. In diesem Fall kann davon ausgegangen werden, daß die Sporendichte in der Wassersäule so hoch gewesen sein muß, daß sich durchaus noch

¹ Statistik-Anhang: Seite I-II; 1.Unters.

mehr Sporen festgesetzt hätten, wenn weiterer verfügbarer Raum auf den Platten vorhanden gewesen wäre. Damit ein relativer Vergleich zu den beiden anderen Gebieten möglich ist, wurde jedoch davon abgesehen, die Platten in der Tonnenleger-Bucht nur für einen kürzeren Zeitraum am Standort zu lassen. Im Sommer konnten bis zu 40.000 ± 5.900 (Sept.93) Keimlinge $\text{cm}^{-2} \times 7 \text{ Tage}^{-1}$ auf den Platten kultiviert werden, wobei Keimlinge von *Enteromorpha flexuosa* dominierten. In den Wintermonaten nahm die Anzahl von Sporen deutlich ab. Restbestände adulter Thalli sorgten jedoch dafür, daß in diesem Gebiet auch während der Wintermonate noch ein Sporenfall festzustellen war. Im Januar befanden sich noch durchschnittlich 45 ± 20 Keimlinge $\text{cm}^{-2} \times 7 \text{ Tage}^{-1}$ auf den Platten.

Zum Vergleich des Sporenfalls an den einzelnen Untersuchungsstandorten wurden die Wochenergebnisse jeweils für den ganzen Monat (30 Tage) hochgerechnet und die Monatssummen anschließend addiert, so daß sich die Gesamtanzahl der ausgekeimten Sporen während der Sommer- beziehungsweise der Wintermonate abschätzen ließ (Tab.2). Im Möwenberg-Watt ergab sich hieraus ein gesamter Sporenfall von 82×10^6 Sporen m^{-2} während des Sommers (April - Oktober), wogegen lediglich 8000 auskeimfähige Sporen m^{-2} in den Wintermonaten (November - Februar) zu Boden gesunken waren. Vergleicht man damit die Tonnenleger-Bucht mit ihrer dichten Algenentwicklung während des Sommers 1993, so unterscheiden sich die Ergebnisse um zwei Größenordnungen voneinander. Mindestens $4,9 \times 10^9$ Sporen m^{-2} (bzw. 4.900 Sporen mm^{-2}) waren während der Sommermonate dort vorhanden.

Zeitraum	Möwenberg-Watt	Gröning-Watt	Tonnenleger-Bucht
April - Okt. 1993	82×10^6	526×10^6	4898×10^6
Nov. 93 - Feb. 94	0.008×10^6	0.023×10^6	7.6×10^6
Insgesamt	82×10^6	526×10^6	4906×10^6

Tab. 2: Berechnete Gesamtanzahl von *Enteromorpha*-Sporen, die während der Sommermonate bzw. der Wintermonate im Königshafen auf einen Quadratmeter Bodenfläche gefallen sind. Die Wochenergebnisse der Sporenansiedlung auf den Platten wurden jeweils für einen Monat hochgerechnet und anschließend summiert.

Die Platten wurden stichprobenartig auf die Zusammensetzung aus den einzelnen *Enteromorpha*-Arten untersucht. Bei den gegebenen Kulturbedingungen entwickelten sich auf diesen hauptsächlich *Enteromorpha prolifera*, *E. radiata* und *E. flexuosa*, in geringerem Maße kam *E. clathrata* vor, *E. torta* war auf den Platten nur selten vertreten. Während im Frühjahr noch Keimlinge von *Enteromorpha prolifera* und *E. radiata* die häufigsten Vertreter auf den Platten waren, herrschte zum Ende des Sommers *Enteromorpha flexuosa* vor. Besonders auffällig war dies in der Tonnenleger-Bucht, wo *Enteromorpha flexuosa* im Herbst die einzige Algenart auf den Platten war.

Im Verlauf des Untersuchungszeitraumes entwickelten sich neben den Keimlingen von *Enteromorpha* noch zahlreiche andere Algen auf den Platten (Tab.3). Diese wurden jedoch bei der Auswertung der Ergebnisse nicht berücksichtigt, zumal eine Massenentwicklung einzelner Arten nicht stattfand. Somit konnte eine Konkurrenz um das begrenzt zur Verfügung stehende Substrat ausgeschlossen werden.

Acrochaetium daviesii (Dillw.) Näg.
Ceramium rubrum (Huds.) C. A. Ag.
Cladophora spp. Kütz.
Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jolis
Epicladia perforans (Huber) Nielsen
Monostroma grevillei (Thuret) Wittr.
Petalonia fascia (O.F. Müller in Fl. dan.) Kuntze
Rhizoclonium riparium (Roth) Harvey
Ulothrix flacca (Dillw.) Thuret in Le Jolis
Ulothrix implexa (Kütz.) Kütz.
Hormiscia penicilliformis (Roth) Fries

Tab. 3: Makroalgen, die sich neben *Enteromorpha* an drei Dauerstationen im Königshafen auf den Platten ansiedelten. Kleinalgen (adult < 1 cm Thalluslänge) und krusten-bildende Formen wurden nicht vollständig erfaßt. Zeitraum: März 1993 - Mai 1994.

6.1.2 Tageszeitliche Festsetzung von Sporen

Ist die Festsetzung von *Enteromorpha*-Sporen von der Tageszeit abhängig?

Im Möwenberg-Watt (geringe *Enteromorpha*-Bestände) und in der Tonnenleger-Bucht (dichte *Enteromorpha*-Matte) wurde die Sporen-Ansiedlung bei Tag und bei Nacht miteinander

verglichen. Es zeigte sich, daß signifikante Unterschiede im Sporenfall zwischen den beiden Standorten auftraten, diese sich aber auch im Hinblick auf die tageszeitliche Ansiedlung von Sporen voneinander unterschieden ² (Tab.4 und Tab.5).

zweifache ANOVA, Modell: fixed

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Standort	1	84.863	20	0.336	2524.622	< 0.0001
Tageszeit	1	21.972	20	0.336	653.664	< 0.0001
Interaktionen	1	25.164	20	0.336	748.602	< 0.0001

Tab. 4: Varianzanalytische Prüfung signifikanter Unterschiede in dem Sporenfall von *Enteromorpha* an den Standorten Möwenberg-Watt und Tonnenleger-Bucht bei zwei Tageszeiten (Hell / Dunkel). Datum: 9.08.94.

Anschluß-Test: Tukey-Test (getesteter Effekt: Interaktionen)

	Möwenberg x Tag	Möwenberg x Nacht	Tonnenleger x Tag	Tonnenleger x Nacht
Möwenberg x Tag	-	0.0002	0.0002	0.0002
Möwenberg x Nacht	0.0002	-	0.0002	0.0002
Tonnenleger x Tag	0.0002	0.0002	-	0.592 n.s.
Tonnenleger x Nacht	0.0002	0.0002	0.592 n.s.	-

Tab. 5: Multiple Mittelwertvergleiche nach TUKEY innerhalb und zwischen den Stationen zu 2 Tageszeiten (n.s. = nicht signifikant).

Im Möwenberg-Watt siedelten sich am Tag auf den Platten während einer dreistündigen Wasserbedeckung 503 ± 54 Sporen cm^{-2} , in der Nacht hingegen lediglich 4 ± 2 Sporen cm^{-2} (Tab.6). In der Tonnenleger-Bucht, wo die Platten in eine dichte *Enteromorpha*-Matte gesetzt wurden, ließen sich keine signifikanten Unterschiede in der Besiedlung feststellen. Nachts hatten sich 3255 ± 597 Sporen cm^{-2} angesiedelt, tagsüber 2868 ± 667 Sporen cm^{-2} . Die qualitative Zusammensetzung der *Enteromorpha*-Arten war an den beiden Standorten die gleiche, so daß sich daraus nicht erklären läßt, warum es nachts in dem einen Gebiet zur Ansiedlung von Sporen kam, in dem anderen Gebiet aber nicht. Die beiden Standorte unterschieden sich ursächlich in der Biomasse von *Enteromorpha* und in der Zusammensetzung ihres Sedimentes voneinander.

² Statistik-Anhang: Seite II; 2.Unters.

Standort		Uhrzeit	Anzahl der Sporen cm ⁻²
Möwenberg-Watt (wenig <i>Enteromorpha</i>)	Hell	15.30 - 18.30	503 ± 54
	Dunkel	3.30 - 6.30	4 ± 2
Tonnenleger-Bucht (<i>Enteromorpha</i> -Matte)	Hell	15.45 - 18.45	2869 ± 668
	Dunkel	3.45 - 6.45	3255 ± 597

Tab. 6: Besiedlung von Platten im Möwenberg-Watt und in der Tonnenleger-Bucht zu unterschiedlichen Tageszeiten mit *Enteromorpha*-Sporen. Datum: 9.08.93 (n = 6; Mittelwert ± 1SD).

Transport von Sporen in der Wassersäule

Die vorherigen Untersuchungen (siehe Kapitel 6.1.1) zeigten, daß während der Sommermonate große Mengen von Sporen aus den *Enteromorpha*-Beständen des Königshafens freigesetzt werden. Findet ein bedeutender Transport von Sporenmaterial in die tieferliegenden Bereiche des Königshafens statt?

Die im Möwenberg-Watt durchgeführten Untersuchungen vom Juli 1993 bestätigen diese Annahme. Innerhalb weniger Stunden ließen sich an Station 5, die in einer Entfernung von über 400 Metern zu den nächsten *Enteromorpha*-Beständen lag, zahlreiche Sporen im unteren Gezeitenbereich auf den ausgesetzten Platten nieder (Tab.7).

Standort	Ausbringen der Platten	Einholen der Platten	Anzahl von Sporen x 1 cm ⁻²
Priel (5)	13:40	0:15	432 ± 129
4	14:20	0:00	180 ± 80
3	15:03	23:21	420 ± 273
2	15:43	22:43	737 ± 228
<i>Enteromorpha</i> -Bestände (1)	16:01	22:10	2350 ± 920

Tab. 7: Ansiedlung von *Enteromorpha*-Sporen während einer Hochwasserperiode bei zunehmender Entfernung zu den Beständen der adulten Pflanzen. Datum: 9.07.93 (n = 6; Mittelwert ± 1SD).

Der Algengürtel (230 m breit) wies im Uferbereich eine *Enteromorpha*-Biomasse von $17,6 \pm 13,4 \text{ g TG m}^{-2}$ auf, zum Rande dünnte er sich auf $6,5 \pm 6,7 \text{ g TG m}^{-2}$ aus. Alle Stationen außerhalb des *Enteromorpha*-Gürtels unterschieden sich bezüglich des Sporenfalls signifikant von der innerhalb des Gürtels gelegenen Station ³ (Tab.8 und Abb.7). Die Platten, die innerhalb dieses Bereiches (Station 1) ausgebracht wurden, wiesen trotz kürzester Wasserbedeckungszeit die höchsten Abundanzen von ausgekeimten Sporen auf ($2350 \pm 920 \text{ Sporen cm}^{-2}$), während an Station 4 nur $180 \pm 80 \text{ Sporen cm}^{-2}$ auskeimten.

Ein großer Teil der freigesetzten Sporen hatte sich zwar in unmittelbarer Umgebung der adulten Pflanzen angesiedelt, die übrigen wurden jedoch in der Wassersäule verdriftet. Wird bei der Ansiedlung der Sporen auf den Platten der Zeitfaktor berücksichtigt ³, zeigt sich der Gradient in der Dichte der Sporen vom Ufer aus in Richtung Priel deutlicher. Bei dieser Betrachtung wurde berücksichtigt, daß während der Dunkelheit, beziehungsweise der späten Abendstunden, möglicherweise kein Sporenfall stattfand (siehe auch vorheriges Kapitel). Zusätzlich an Station 2 ausgebrachte Platten zeigten, daß es im Gebiet nach 20⁰⁰ Uhr nur noch zu einer Ansiedlung von $5 \pm 2 \text{ Sporen cm}^{-2}$ kam.

einfache ANOVA, Modell: fixed

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Entfernung zum Ufer	4	5,259	25	0,157	33,367	< 0,0001

Tab. 8: Varianzanalytische Prüfung signifikanter Unterschiede in der Besiedlung von Platten bei zunehmender Entfernung zu einer *Enteromorpha*-Matte. Datum: 9.07.93.

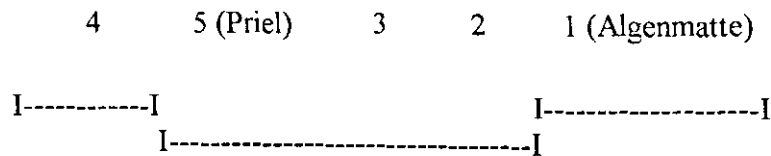


Abb. 7: Multiple Mittelwertvergleiche nach NEWMAN-KEULS ($p < 0,05$) zwischen den Stationen (bei niedrigstem Wert beginnend). Homogene Gruppen sind anhand der durchgehenden gestrichelten Linien zu erkennen.

³ Statistik-Anhang: Seite III-IV; 3.Unters.

6.1.4 Dunkelresistenz von Sporen

Wenn in den Wintermonaten kaum ein Sporenfall von *Enteromorpha* stattfindet, die Entwicklung von *Enteromorpha*-Beständen im Frühjahr jedoch auf Auskeimung von Sporen beruht, müssen diese eine lange Zeit überdauern können. Verfügen *Enteromorpha*-Sporen über eine ausreichende Dunkelresistenz? Ist die Auskeimfähigkeit von der Temperatur abhängig?

Im August 1993 setzten sich während zwei Tidenzyklen zahlreiche Sporen auf die im Möwenberg-Watt ausgebrachten Platten ab (Wasserbedeckung insgesamt zwölf Stunden). Bei fünf Platten, die direkt vom Freiland in Kultur genommen wurden, entwickelten sich durchschnittlich 1514 ± 609 *Enteromorpha*-Keimlinge cm^{-2} (Abb. 8). Die Arten *Enteromorpha clathrata*, *E. flexuosa*, *E. prolifera* sowie *E. radiata* keimten auf den Platten aus. *Enteromorpha torta* wurde nicht gefunden. Die gleichen vier Arten ließen sich auch noch nach zehn Monaten Dunkelheit auf den letzten auskultivierten Platten nachweisen.

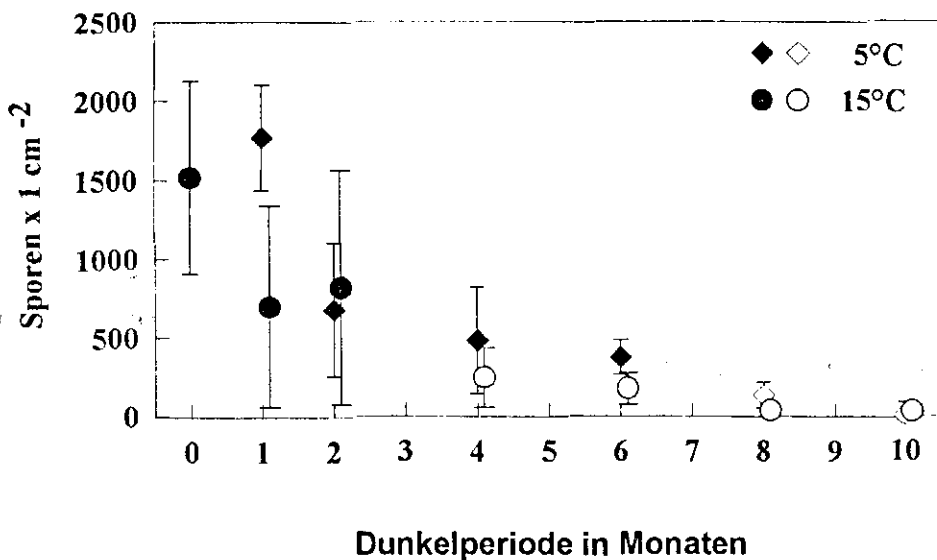


Abb. 8: Dunkelresistenz von *Enteromorpha*-Sporen, die sich im August 1993 während zweier Tiden auf Platten angesiedelt hatten und anschließend bei zwei verschiedenen Temperaturen dunkel gestellt wurden. Ausgewertet wurden die Anzahl der nach Übernahme in Kultur auskeimenden Sporen. Homogene Untergruppen sind durch die Farbe der Symbole wiedergegeben (NEWMAN-KEULS-Test; $p < 0,05$). Versuchsbeginn: 9.08.93 ($n = 4$; Mittelwert \pm 1SD).

Sowohl bei einer Hälterungstemperatur von 5°C als auch bei 15°C entwickelten sich Keimlinge, nachdem diese aus dem Dunkeln ins Licht gebracht und mit Nährstoffen versehen worden sind. Ihre Anzahl verringerte sich im Lauf der Zeit signifikant ⁴ (Abb.8). Der Bewuchs der einzelnen Platten mit *Enteromorpha*-Keimlingen variierte stark. Bereits nach vier Monaten Dunkelheit entwickelten sich bei 5°C lediglich zwischen 70 und 795 *Enteromorpha*-Keimlinge cm⁻². Bei einer Temperatur von 15°C waren es sogar nur noch zwischen 0 und 465 Keimlinge cm⁻². Die beiden Hälterungstemperaturen führten zu signifikanten Unterschieden im Auskeimvermögen der Sporen ⁴ (zweifache ANOVA, beide Faktoren fixed). Niedrige Temperaturen scheinen somit die Überlebensdauer von Sporen zu begünstigen.

6.1.5 Überwinterung von Sporen

Im vorherigen Abschnitt zeigte sich anhand der Labor-Experimente, daß *Enteromorpha*-Sporen monatelang im Dunkeln überdauern können, ohne ihre Fähigkeit zum Auskeimen zu verlieren. Lassen sich die Sporen auch im Freiland während der Wintermonate nachweisen? Zur Klärung dieser Frage wurden zwei Untersuchungen durchgeführt:

1.) Überwinterung von Sporen auf der Wattschnecke *Hydrobia ulvae*

Im Königshafen sind im Frühjahr (ab Mitte April) auf den Gehäusen der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* häufig *Enteromorpha*-Keimlinge vorhanden (SCHORIES & REISE, 1993). Es wurde angenommen, daß durch Inkulturnahme der Schnecke überwinternde Sporen nachgewiesen werden können und sich dadurch auch in verschiedenen Gebieten Unterschiede des vorjährigen Sporenfalls aufzeigen lassen.

Auf zahlreichen Gehäusen von Wattschnecken, die im März 1993 an den drei Dauerstationen gesammelt worden waren, entwickelten sich innerhalb von zwei Wochen *Enteromorpha*-Keimlinge (Tab.9). Nahezu alle Tiere aus der Tonnenleger-Bucht sowie auch die adulten Tiere aus dem Gröning-Watt waren nach der Kultivierung mit Keimlingen bewachsen. Der Anteil bewachsener adulter Tiere aus dem Möwenberg-Watt war ebenfalls hoch. Trotzdem zeigten sich signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Dauerstationen, die widerspiegeln, daß 1992 nur in den ersten beiden Gebieten dichte Algenmatten vorhanden waren ⁵ (Tab.10 und Tab.11).

⁴ Statistik-Anhang: Seite IV-V; 4.Unters.

⁵ Statistik-Anhang: Seite V; 5.Unters.

	Möwenberg-Watt		Gröning-Watt		Tonnenleger-Bucht
	24.3.93		30.3.93		17.3.93
Alter von <i>Hydrobia ulvae</i>	einjährige Tiere	mehnjährige Tiere	einjährige Tiere	mehnjährige Tiere	mehnjährige Tiere
Gehäuselänge in mm	$1,89 \pm 0,25$	$3,57 \pm 0,22$	$1,99 \pm 0,32$	$4,06 \pm 0,39$	$3,30 \pm 0,61$
Anteil der Schnecken mit <i>Enteromorpha</i> (Angaben in %)	$57,2 \pm 3,9$	$83,1 \pm 6,1$	$93,4 \pm 5,9$	$98,2 \pm 1,5$	$99,3 \pm 1,0$

Tab. 9: Bewuchs der Wattschnecken mit *Enteromorpha*-Keimlingen nach 14-tägiger Kultivierung im März 1993. Angegeben ist die durchschnittliche Gehäuselänge juveniler und adulter Schnecken sowie der prozentuale Anteil der bewachsenen Schnecken ($n = 6$; Mittelwert \pm 1SD).

Der Bewuchs der Wattschnecken mit *Enteromorpha*-Keimlingen war im Möwenberg-Watt signifikant geringer als in der Tonnenleger-Bucht und dem Gröning-Watt. Die Unterschiede zwischen den Gebieten wären sicherlich noch deutlicher ausgefallen, wenn die Gesamtzahl der sich auf einer Schnecke entwickelnden Keimlinge berücksichtigt worden wäre. Es fiel jedoch auf, daß in der Tonnenleger-Bucht und dem Gröning-Watt die Schnecken teilweise regelrecht von Keimlingen überwuchert wurden, während im Möwenberg-Watt viele Schnecken nach der Kultivierung lediglich einen einzelnen *Enteromorpha*-Faden trugen. Deutlich wurden auch die Unterschiede im Bewuchs zwischen den juvenilen und den adulten Schnecken. Die kleineren Schnecken waren signifikant weniger bewachsen als die größeren Schnecken im gleichen Gebiet (Tab.11).

einfache ANOVA, Modell: fixed:

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Bewuchs der Schnecken	4	0,444	25	0,010	42,47	< 0,0001

Tab. 10: Varianzanalytische Prüfung signifikanter Unterschiede in dem Bewuchs von *Hydrobia ulvae* mit *Enteromorpha*-Keimlingen. Datum: März 1993.

Anschluß-Test: Tukey-Test

	Möwenberg-Watt <i>Hydrobia</i> . juv.	Möwenberg-Watt <i>Hydrobia</i> . adult	Gröning-Watt <i>Hydrobia</i> . juv.	Gröning-Watt. <i>Hydrobia</i> . adult	Tonnenleger-B. <i>Hydrobia</i> insges.
Möwenberg-Watt <i>Hydrobia</i> . juv.	-	0,0004	0,0001	0,0001	0,0001
Möwenberg-Watt <i>Hydrobia</i> . adult	0,0004	-	0,0070	0,0004	0,0001
Gröning-Watt. <i>Hydrobia</i> . juv.	0,0001	0,0070	-	0,9047 n.s.	0,1887 n.s.
Gröning-Watt. <i>Hydrobia</i> . adult	0,0001	0,0004	0,9047 n.s.	-	0,5406 n.s.
Tonnenleger-B. <i>Hydrobia</i> insges.	0,0001	0,0001	0,1887 n.s.	0,5406 n.s.	-

Tab. 11: Multiple Mittelwertvergleiche nach TUKEY im Bewuchs von *Hydrobia ulvae* mit *Enteromorpha*-Keimlingen an drei Dauerstationen zwischen den juvenilen und adulten Schnecken (n.s. = nicht signifikant).

2.) Überwinterung von Sporen im Sediment

Im Februar 1994 wurden im Möwenberg-Watt weitere Untersuchungen zur Überwinterung von *Enteromorpha*-Sporen durchgeführt. Wurde bei der vorherigen Untersuchung lediglich die Überwinterung von Sporen auf Wattschnecken belegt, so ging es bei der darauffolgenden Untersuchung vor allem darum, das gesamte Potential von überwinternden Sporen zu ermitteln und zu dem vorjährigen Sporenfall in Beziehung zu setzen. Dazu wurden vollständige Sedimentkerne in Kultur genommen, die horizontal in verschiedene Schichten aufgeteilt wurden, um die Tiefenverteilung der Sporen im Sediment zu verfolgen. Wattschnecken, die im Sediment vorhanden waren, wurden einzeln kultiviert, um einen möglichen Wegfraß der Sporen durch diese auszuschließen.

Vor der Kultivierung waren lediglich $3 \pm 4 \%$ der Schnecken mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen, nach der Kultivierung hingegen entwickelten sich nahezu auf der Hälfte der Tiere *Enteromorpha*-Keimlinge ($44,1 \pm 9,1 \%$). Damit lag deren Bewuchs deutlich unter dem vom Frühjahr 1993 (Tab.12). Obwohl es sich bei den Wattschnecken von 1994 vorwiegend um deutlich kleinere Tiere (Gehäuselänge $2,25 \pm 0,47$ mm) als aus dem Vorjahr handelte, läßt sich das Ergebnis jedoch auch durch die unterschiedliche Präsenz der adulten *Enteromorpha*-Thalli und dem sich daraus ergebenden Sporenfall im jeweils vorhergehenden Jahr erklären. Die Abundanz der Schnecken betrug 139.000 ± 78.000 Tiere m^{-2} , so daß sich daraus ein potentiell möglicher Bewuchs von 61.000 Wattschnecken m^{-2} im Frühjahr ergäbe.

Anteil bewachsener Schnecken (<i>Hydrobia ulvae</i>) nach Kultivierung	<i>Enteromorpha</i> -Biomasse im Juli des jeweiligen Vorjahres (in g TG m ⁻²)
März 1993: 83,1 ± 6,1 % (adult) 57,2 ± 3,9 % (juvenil)	Juli 1992: 38,1 ± 39,3
Februar 1994: 44,1 ± 9,1 % (insg.)	Juli 1993: 0,03 ± 0,08

Tab. 12: Prozentualer Anteil von *Hydrobia ulvae* aus dem Möwenberg-Watt, die nach der Inkulturnahme mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen waren. Im Vergleich dazu sind die maximalen *Enteromorpha*-Biomassen des jeweiligen Vorjahres dargestellt (Mittelwert ± 1SD).

In den Sedimentkernen waren vor der Kultivierung nur wenige *Enteromorpha*-Keimlinge an Sandkörnern festgewachsen. Bezogen auf einen Quadratmeter Sedimentoberfläche und fünf Zentimeter Sedimenttiefe waren es nicht mehr als 1900 ± 1075 bewachsene Sandkörner. Nach Ende der Kulturzeit erhöhte sich die Anzahl bewachsener Sandkörner um das tausendfache. Insgesamt waren $1.923.000 \pm 509.000$ Sandkörner m⁻² mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen. In den obersten 3 Zentimetern entwickelten sich die meisten *Enteromorpha*-Fäden. Mit zunehmender Sedimenttiefe nahm die Anzahl der vorhandenen Sporen signifikant ab ⁶ (Abb.9). Einzelne Sandkörner waren jedoch noch bis zu einer Tiefe von 4 - 5 Zentimetern mit Sporen bewachsen (68.000 ± 68.000 Sporen m⁻²).

Von insgesamt 500 Sandkörnern wurde die Gesamtanzahl der *Enteromorpha*-Keimlinge ausgezählt. Durchschnittlich waren 1,40 Keimlinge pro Sandkorn vorhanden. Daraus ergibt sich eine gesamte Menge von $2.700.000$ auskeimbaren Sporen m⁻². Der berechnete gesamte Sporenfall umfaßte 1993 im Möwenberg-Watt bis zum Oktober insgesamt 80×10^6 Sporen m⁻², während sich in den nachfolgenden Monaten praktisch keine Sporen mehr auf dem Boden absetzten (siehe Kapitel 6.1.1). Daraus ergibt sich, daß insgesamt 3,4 % der Sporen, die 1993 zu Boden gesunken waren, noch im Februar 1994 vorhanden waren (Tab.13).

⁶ Statistik-Anhang: Seite VI; 6.Unters.

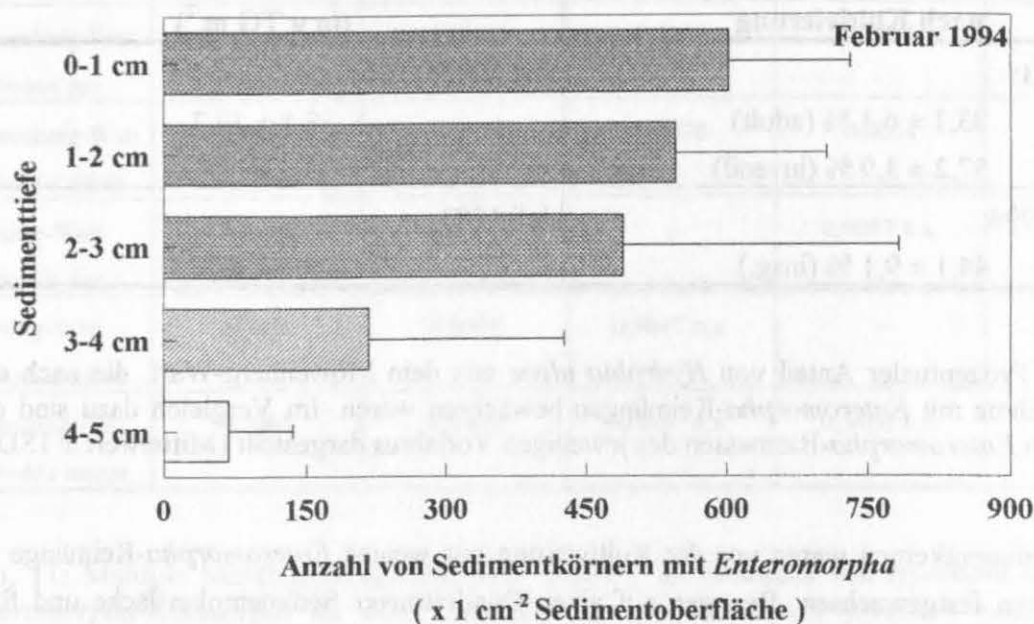


Abb. 9: Tiefenverteilung von *Enteromorpha*-Sporen auf Sedimentkörnern im Möwenberg-Watt cm⁻² Sedimentoberfläche. Ausgewertet wurde die Anzahl von *Enteromorpha*-Keimlingen, die sich in Kultur aus Sporen entwickelten, die an Sandkörnern festgeheftet waren. Homogene Untergruppen sind durch gleiche Schraffierung dargestellt (NEWMAN-KEULS-Test; $p < 0,05$). Datum der Probennahme: 10.02.94 ($n = 8$; Mittelwert ± 1 SD).

	<i>Hydrobia ulvae</i> mit <i>Enteromorpha</i> (Angaben $\times m^{-2}$)	Sediment mit <i>Enteromorpha</i> (Angaben $\times m^{-2}$)
Originalprobe	4.000 \pm 2.800	1.900 \pm 1.000
nach Kultivierung	61.000 \pm 13.000	1.929.000 \pm 509.000
Gesamtanzahl <i>Enteromorpha</i> spp.	-	2.706.000 \pm 714.000
Sporenfall 5.93 - 10.93	82.000.000	

Tab. 13: Vergleich der Anzahl von *Enteromorpha*-Keimlingen auf den Gehäusen von Wattschnecken (*Hydrobia ulvae*) und Sandkörnern vor und nach Kultivierung. Die Gesamtanzahl von Keimlingen auf den Sandkörnern ergibt sich daraus, daß sich im Durchschnitt 1,40 *Enteromorpha*-Keimlinge pro Sandkorn entwickelten. Originalprobengröße = 6,8 cm² Bodenoberfläche \times 5 cm Sedimenttiefe. Datum: 10.02.94 ($n = 8$; Mittelwert ± 1 SD).

6.1.6 Auskeimung von Sporen auf Sedimenten unterschiedlicher Korngröße

Je schlickiger ein Wattgebiet ist, desto seltener findet man *Enteromorpha*-Keimlinge auf Sandkörnern (SCHORIES & REISE, 1993). In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, ob das Auskeimvermögen der Sporen von der Korngröße des Sedimentes abhängt?

In einem semi-quantitativen Labor-Experiment, in dem fünf verschiedene Sedimentfraktionen mit Zoosporen von *Enteromorpha prolifera* beimpft worden sind, ließen sich drei Sedimentgruppen in Bezug auf ihre Eignung als Substrat signifikant voneinander unterscheiden⁷ (Abb.10). Die Auskeimfähigkeit der Zoosporen auf Sandkörnern war bei den angebotenen Korngrößen oberhalb 250 µm Durchmesser sehr hoch. Bei über 80 von 100 möglichen Rastereinheiten waren Keimlinge auf den Sandkörnern sichtbar. Die nächstkleinere Korngröße (125-250 µm Durchmesser) war nur noch bedingt für die Auskeimung der Sporen geeignet (*Enteromorpha*-Keimlinge bei $26,4 \pm 7,7$ von 100 Einheiten sichtbar). Noch kleinere Korngrößen erwiesen sich als nahezu ungeeignet für die Auskeimung von Sporen. Lediglich bei durchschnittlich 6 von 100 Rastern waren Sporen ausgekeimt. Auch durch eine Verlängerung der Kulturdauer ließ sich das Resultat bei den kleinen Korngrößenfraktionen nicht verändern. An den glatten Rändern der Petrischalen hefteten sich keine Sporen an, so daß die bevorzugte Anheftung an ein anderes Substrat, nämlich den Seitenwänden der Petrischalen, ausgeschlossen werden konnte. Bei allen angebotenen Korngrößenfraktionen war deren organischer Anteil gering (maximal 3,8 % des Gesamtgewichtes), so daß eine Beeinflussung der Ergebnisse durch diesen ebenfalls ausgeschlossen werden konnte.

Auch im Freiland siedeln sich Sporen bevorzugt auf grobkörnigem Sediment an. In einer Sedimentprobe, bei der nach der Kultivierung 502 Sandkörner mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen waren, wurde bevorzugt der grobkörnige Anteil des Sedimentes besiedelt. Bildet man den Quotienten aus der Anzahl bewachsener Sandkörner und dem Anteil des Trockengewichtes der jeweiligen Korngrößenfraktion, so werden die oben genannten Labor-Ergebnisse bestätigt, und die rasche Abnahme des Bewuchses feinkörnigen Sedimentes mit Sporen wird sichtbar (Tab.14).

⁷ Statistik-Anhang: Seite VI-VII; 7.Unters.

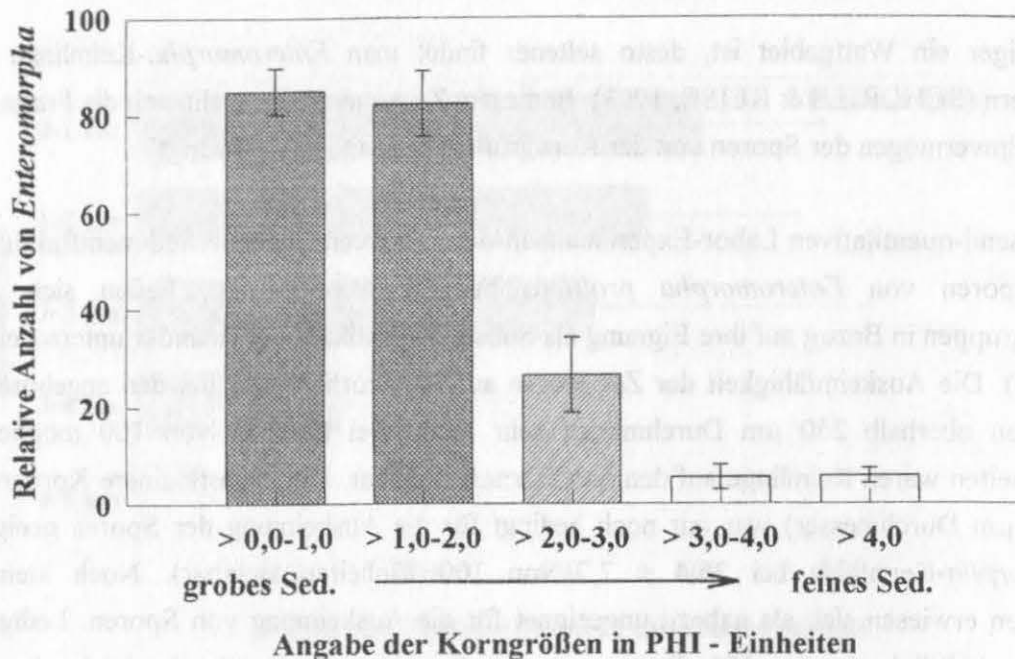


Abb. 10: In einem Labor-Experiment wurden fünf verschiedene Sedimentfraktionen mit Zoosporen von *Enteromorpha prolifera* beimpft. Nach einer Kulturdauer von 14 Tagen wurde mit Hilfe eines Rasters (bestehend aus 100 Einheiten) die relative Menge der *Enteromorpha*-Keimlinge ausgezählt. Homogene Untergruppen sind durch gleiche Schraffierung dargestellt (NEWMAN-KEULS-Test; $p < 0,05$). ($n = 8$; Mittelwert ± 1 SD).

Korngröße in mm	Trockengewicht des Sedimentes (in %)	Anzahl bewachsener Sedimentkörner	Quotient Anzahl bew. Sed. / Trockengewicht
>1,00	0,27	24	89
0,500 - 1,000	11,74	198	17
0,250 - 0,500	56,83	218	4
0,125 - 0,250	28,96	58	2
0,062 - 0,125	2,08	4	2

Tab. 14: Verteilung von *Enteromorpha*-Keimlingen auf unterschiedlich großen Sandkörnern im Möwenberg-Watt (nach Kultivierung) sowie die Korngrößenverteilung des Sedimentes an der Probennahme-Stelle. Datum: 10.02.94.

6.1.7 Einfluß der Temperatur auf das Auskeimen von Sporen

Wie bereits gezeigt wurde, stellt das Gehäuse der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* ein von mehreren *Enteromorpha*-Arten genutztes Substrat dar (Kapitel 6.1.5). Welche Temperaturbereiche sind für die Auskeimung und das anschließende Wachstum dieses Freiland-Materials (aus der Tonnenleger-Bucht stammend) am günstigsten?

Entlang eines Temperaturgradienten, der sich von 5°C bis 30°C erstreckte, wurde nach einer zweiwöchigen Kulturdauer ein unterschiedlich starker Bewuchs von *Enteromorpha* auf den Gehäusen der Wattschnecken festgestellt (Tab.15). Bei Temperaturen unterhalb 12°C kam es nicht auf allen Schneckengehäusen zu einer Entwicklung von *Enteromorpha*-Keimlingen, die juvenilen Pflanzen waren zu Versuchsende maximal 0,6 Millimeter lang. Demgegenüber waren in einem Temperaturbereich von 12°C bis 27°C alle Versuchstiere mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen. Bei noch höheren Temperaturen (28°C - 30°C) nahm die Anzahl bewachsener Schnecken wieder ab. Die sich bei den hohen Temperaturen (> 27°C) entwickelnden Keimlinge blieben innerhalb kurzer Zeit aus. Schnecken, auf deren Gehäusen sich keine *Enteromorpha*-Keimlinge entwickelt hatten, wiesen in einer Nachkultur (bei 15°C) allesamt Keimlinge auf.

Temperatur	Anzahl bew. Schnecken	Länge der jeweils längsten Keimlinge in Millimeter						
		< 0,2	0,2- 0,6	>0,6 -1,0	>1,0 -1,4	>1,4 -1,8	>1,8 -2,2	>2,2
5-8°C	11	7	4	-	-	-	-	-
9-12°C	14	9	5	-	-	-	-	-
13-15°C	18	1	12	2	3	-	-	-
16-19°C	18	-	-	2	4	3	3	6
20-23°C	18	-	1	-	1	2	3	11
24-27°C	18	1	3	4	3	5	2	-
28-30°C	10	4	4	2	-	-	-	-

Tab. 15: Entwicklung von *Enteromorpha*-Keimlingen auf den Gehäusen der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* bei unterschiedlichen Temperaturen. Bei jedem Temperaturbereich wurde mit 18 Schnecken gearbeitet, die einzeln kultiviert wurden. Angegeben ist jeweils die Anzahl der Schnecken, auf denen sich Keimlinge entwickelten, sowie die Länge des längsten Keimlings pro Versuchstier. Herkunft der Wattschnecken: Tonnenleger-Bucht. Versuchsdauer 12 Tage. Versuchsbeginn: 28.11.93

Als optimaler Temperaturbereich für die Auskeimung der *Enteromorpha*-Sporen aus der Tonnenleger-Bucht wurde ein Temperaturbereich von 16-23°C ermittelt ⁸ (Tab.16 und Abb.11). Der nächst günstige Bereich für das Wachstum der Keimlinge lag bei noch höheren Temperaturen (24-27°C), erst danach folgten alle weiteren getesteten Temperaturbereiche, zwischen denen bei dieser Versuchsanordnung keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden konnten.

einfache ANOVA, Modell: fixed

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Temperatur	6	1,503	119	0,023	65,038	< 0,0001

Tab. 16: Varianzanalytische Überprüfung signifikanter Unterschiede im Wachstum von *Enteromorpha*-Keimlingen bei verschiedenen Temperaturen.

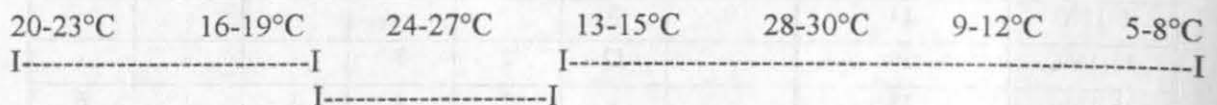


Abb. 11: Multiple Mittelwertvergleiche nach NEWMAN-KEULS ($p < 0,05$) zwischen den einzelnen Temperaturbereichen. Homogene Gruppen sind durch die gestrichelten Linien gekennzeichnet.

⁸ Statistik-Anhang: Seite VII; 8.Unters.

6.1.8 Einfluß der Tageslänge auf das Auskeimen von Sporen

Im Frühjahr beginnt die Auskeimung von überwinterten *Enteromorpha*-Sporen im Sylter Wattenmeer (siehe Kapitel 6.2.1). Wird das jahreszeitliche Auskeimen von *Enteromorpha*-Sporen über die Tageslänge gesteuert oder genügt eine hohe Lichtmenge, um Keimungsprozesse bei Sporen auszulösen?

Im Experiment zeigte sich, daß eine Lichtstärke von $80-100 \mu\text{E m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ ausreicht, um bei einer Tageslänge von acht Stunden das Auskeimen von *Enteromorpha*-Sporen auszulösen. Unabhängig von der Bestrahlungsdauer (8 Std. Licht; 12 Std. Licht; 16 Std. Licht) keimten nach einer zehntägigen Kulturdauer auf fast allen Wattschnecken *Enteromorpha*-Sporen aus. Im prozentualen Bewuchs der Wattschnecken konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden ⁹ (H-Test nach KRUSKAL-WALLIS). Das Längenwachstum der Keimlinge war jedoch von der Lichtmenge, die parallel zur Tageslänge anstieg, abhängig (Abb.12). Diesbezüglich unterschied sich das Wachstum der Keimlinge bei verschiedenen Tageslängen zwischen allen Ansätzen signifikant voneinander ¹⁰ (H-Test nach KRUSKAL-WALLIS mit anschließenden NEMENYI-Vergleichen ; $p < 0,01$).

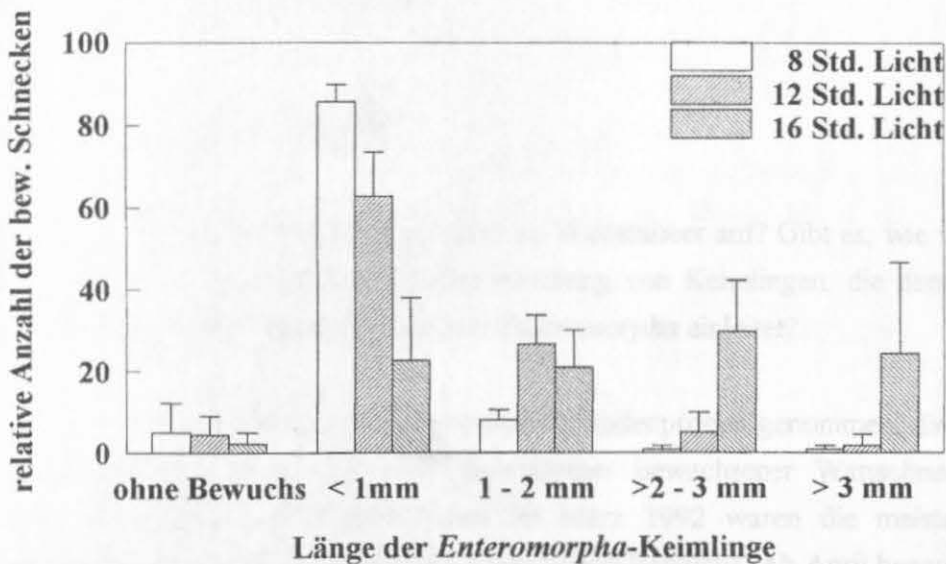


Abb. 12: Auskeimung und Längenwachstum von *Enteromorpha*-Keimlingen auf Gehäusen der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* bei verschiedenen Tageslängen (8 Std. Licht; 12 Std. Licht; 16 Std. Licht; Lichtintensität: $80 - 100 \mu\text{E m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$). Herkunft der Wattschnecken: Tonnenlegerbucht. Versuchsdauer: 10 Tage. Versuchsbeginn: 8.12.93 (n = 6, mit je 45-50 Tieren).

⁹ Statistik-Anhang: Seite VIII; 9.Unters. (2.Test)

¹⁰ Statistik-Anhang: Seite VIII; 9.Unters. (1.Test)

6.1.9 Wegfraß von Sporen im Sediment

Mit Ausnahme der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* waren benthische Weidegänger an den 3 Dauerstationen verhältnismäßig selten zu beobachten. Können auch andere Organismen am Sediment haftende *Enteromorpha*-Sporen fressen?

Der Wattwurm *Arenicola marina* ist einer der weitestverbreiteten benthischen Organismen im Wattenmeer. Da er Sedimentfresser ist, wurde getestet, ob er in der Lage ist, die Anzahl von *Enteromorpha*-Sporen im Sediment signifikant zu verringern. Beim Vergleich von Sediment aus dem Bereich der Einsturztrichter mit dem Sediment von Kotschnüren, ergaben sich zwischen den Proben signifikante Unterschiede in der Anzahl ausgekeimter *Enteromorpha*-Sporen \times g Sediment⁻¹ (U-Test nach MANN & WHITNEY, $p < 0,001$)¹¹. Im Gegensatz zu dem Sediment, das von den Einsturztrichtern stammte (387 ± 274 Keiml. \times g Sed⁻¹), waren in den Kotschnüren kaum *Enteromorpha*-Keimlinge herangewachsen (7 ± 16 Keiml. \times g Sed.⁻¹).

¹¹ Statistik-Anhang: Seite VIII; 10.Unters.

6.2 Keimlinge

Im vorangehenden Kapitel wurde gezeigt, in welchem Zeitraum *Enteromorpha*-Sporen im Königshafen auftreten, wie sie sich ausbreiten und welche Faktoren ihre Auskeimung beeinflussen. In diesem Abschnitt wird dargelegt, zu welcher Jahreszeit *Enteromorpha*-Keimlinge 1992 und 1993 im Sylter Wattenmeer präsent waren, und welche Bedeutung die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* sowie Sandkörner als Keimungssubstrat dabei hatten.

6.2.1 Keimlinge auf der Wattschnecke *Hydrobia ulvae*

Frühere Untersuchungen, die von SCHORIES & REISE (1993) im Königshafen durchgeführt wurden, zeigten, daß die Gehäuse der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* im Frühjahr häufig mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen sind und so eine entscheidende Rolle bei der Entwicklung der adulten Pflanzen spielen. Dieses Phänomen wurde detailliert untersucht, da sich daran praktisch der ganze Entwicklungsgang von *Enteromorpha* sowie die Bedeutung des besiedelten Substrates aufzeigen läßt.

6.2.1.1 Jahreszeitliche Präsenz

Wann treten Keimlinge von *Enteromorpha* im Wattenmeer auf? Gibt es, wie von NIENBURG (1927) postuliert, eine bedeutende Überwinterung von Keimlingen, die dann zusammen mit den Sporen die Frühjahrsentwicklung von *Enteromorpha* einleitet?

An den drei Dauerstationen wurden regelmäßig Bodenproben genommen, die im Hinblick auf ihren prozentualen Anteil ein- und mehrjähriger bewachsener Wattschnecken untersucht wurden. Zu Beginn der Probennahmen im März 1992 waren die meisten Gehäuse der Wattschnecken noch frei von jeglichem Makroalgen-Bewuchs. Ab April begann sich der Anteil der Schnecken, die mit *Enteromorpha*-Keimlingen ($>200 \mu\text{m}$) bewachsen waren, ständig zu erhöhen (Abb.13). Bereits Ende April 1992, beziehungsweise Anfang Mai, kam es im Möwenberg-Watt und dem Gröning-Watt zu der prozentual höchsten Präsenz der Keimlinge. In der Tonnenleger-Bucht waren über einen längeren Zeitraum (Ende April - Ende Juni) sehr viele Schnecken mit Keimlingen bewachsen.

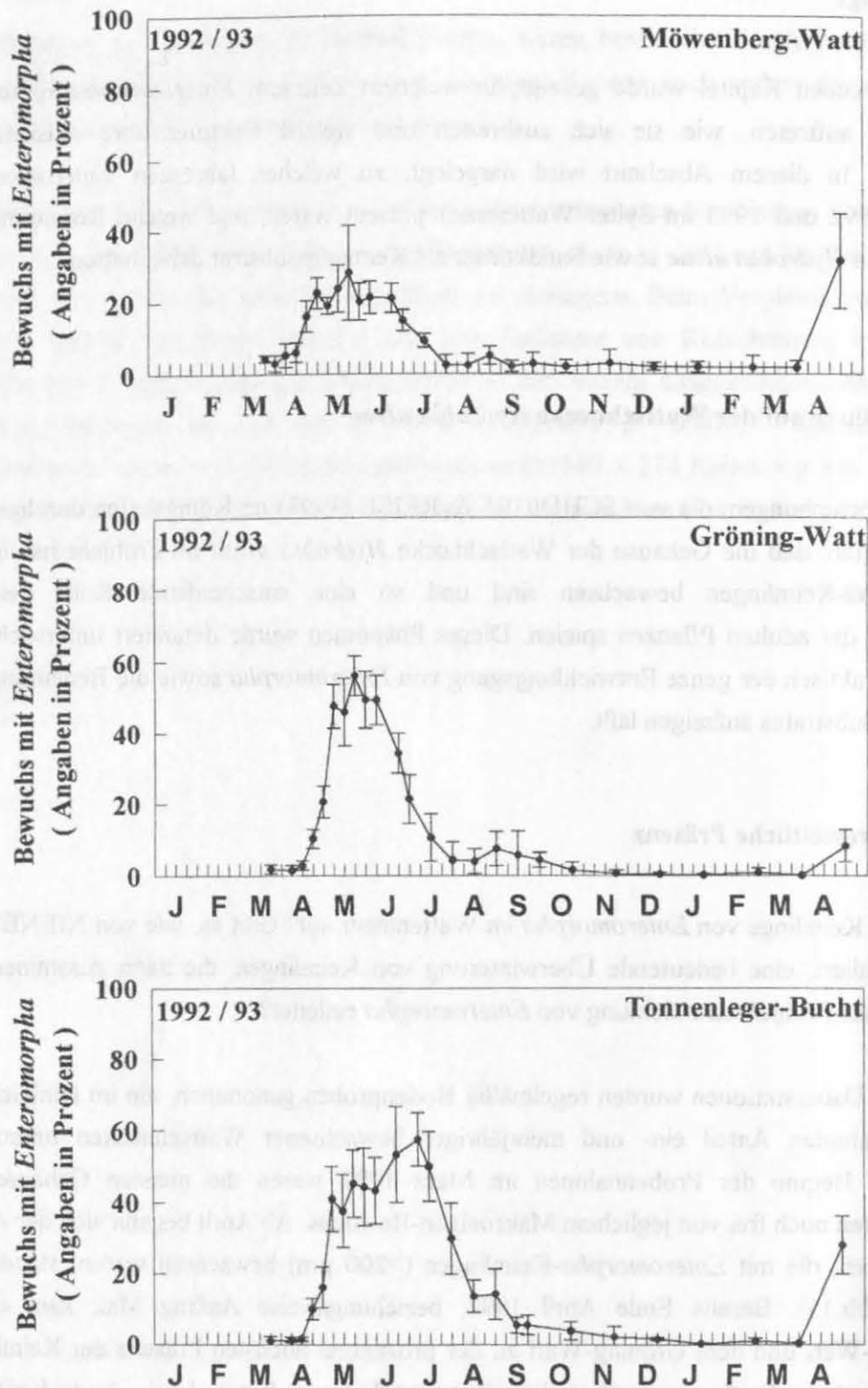
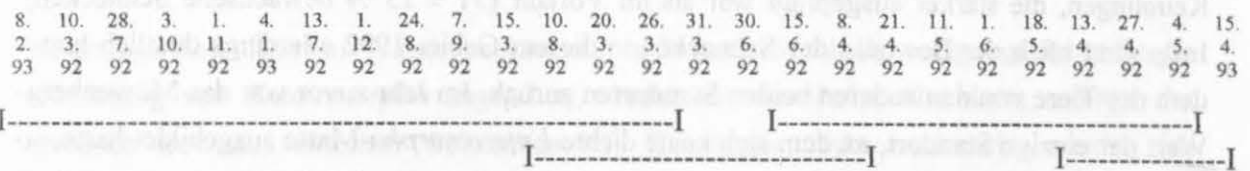


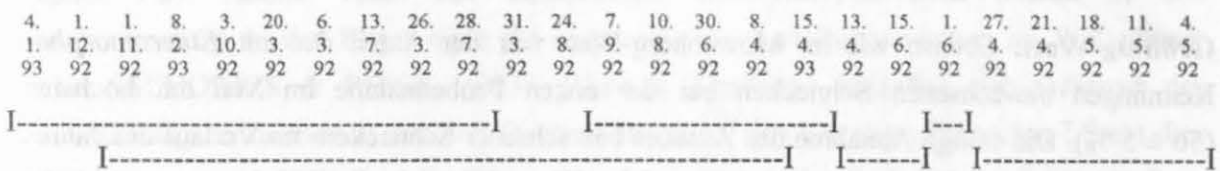
Abb. 13: Prozentualer Anteil von Wattschnecken (*Hydrobia ulvae*), von März 1992 bis April 1993, die an den drei Dauerstationen mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen waren. Es wurden nur Schnecken berücksichtigt, die im März 1992 ein- oder mehrjährig waren. Die Probennahmegröße betrug 20 cm². (n = 6; Mittelwert ± 1 SD).

In der Tonnenleger-Bucht ging der Bewuchs der Wattschnecken mit *Enteromorpha*-Keimlingen im Vergleich zu den anderen beiden Stationen jahreszeitlich am spätesten zurück. Bei allen Stationen waren die meisten Wattschnecken Mitte Juli jedoch wieder frei von jeglichem sichtbarem *Enteromorpha*-Aufwuchs. In den nachfolgenden Monaten, insbesondere in der Winterzeit, waren nur noch vereinzelt *Enteromorpha*-Keimlinge auf den Schneckengehäusen sichtbar. Erst im April 1993 begann erneut das vermehrte Auskeimen von *Enteromorpha*-Sporen auf den Schneckengehäusen. Es wurde nicht beobachtet, daß der Rückgang von Keimlingen auf den Schnecken während der Sommermonate durch ein Überwuchern der Gehäuse mit anderen Organismen wie Blaualgen, Diatomeen sowie anderen Gruppen des Mikrophyto- und des Mikrozoobenthos verursacht wurde. Dies war zu keinem Zeitpunkt der Fall. Ein Ausbleichen und Absterben der *Enteromorpha*-Keimlinge wurde in den Sommermonaten ebenfalls nicht festgestellt, und auch zu einem signifikanten Rückgang der Schnecken-Abundanzen kam es nicht (siehe Kapitel 6.2.1.3.1).

Möwenberg-Watt



Gröning-Watt



Tonnenleger-Bucht

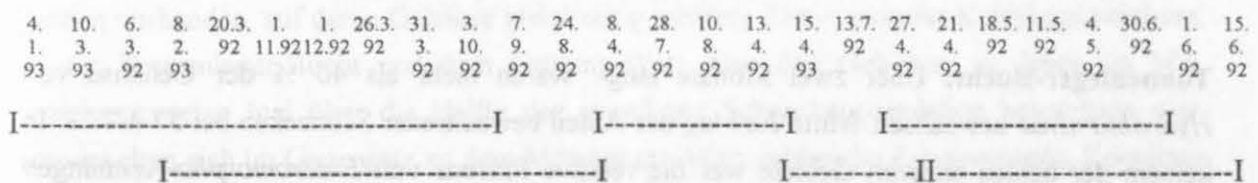


Abb. 14: Multiple Mittelwertvergleiche nach NEWMAN-KEULS ($p < 0,05$) zwischen den einzelnen Probennahmetagen (beim prozentual geringstem Bewuchs der Wattschnecken mit *Enteromorpha*-Keimlingen beginnend). Jeder Standort wurde separat betrachtet. Homogene Gruppen sind anhand der gestrichelten Linien zu erkennen.

Mit Hilfe einer einfachen ANOVA (Modell fixed) und einem anschließenden NEWMAN-KEULS-Test ($p < 0,05$) wurden für die einzelnen Stationen jeweils homogene Gruppen der Tage gebildet, für die keine Unterschiede im prozentualen Bewuchs der Schnecken mit *Enteromorpha*-Keimlingen bestanden (Abb.14). In allen drei Fällen schwankte die Homogenität der Varianzen zwischen 0,05 und 0,01. Die jahreszeitlichen Unterschiede waren signifikant ($p < 0,0001$)¹².

Kurzbeschreibung der Auskeimung von *Enteromorpha*:

Möwenberg-Watt: Der Anstieg im Anteil mit *Enteromorpha* bewachsenen Schnecken wird hier am frühesten im Jahr sichtbar. Bereits Ende März 1992 fand bei fast 10 % der Schnecken eine Auskeimung von *Enteromorpha* statt. Von Ende April bis Anfang Juni waren stets mehr als 20 % der Tiere bewachsen. Bei der ersten Mai-Probennahme (4.5.92) wurde der höchste Anteil bewachsener Schnecken festgestellt (28 ± 13 %). Ab Mitte Juli hingegen, sowie in den folgenden Monaten, waren nie mehr als 5 % der Tiere mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen. Erst im darauffolgenden April kam es wieder zu einer raschen Entwicklung von Keimlingen, die stärker ausgeprägt war als im Vorjahr (31 ± 13 % bewachsene Schnecken). Insgesamt blieb der Bewuchs der Schnecken in diesem Gebiet 1992 allerdings deutlich hinter dem der Tiere von den anderen beiden Standorten zurück. Im Jahr zuvor war das Möwenberg-Watt der einzige Standort, an dem sich keine dichte *Enteromorpha*-Matte ausgebildet hatte, so daß dieses Ergebnis die vergleichenden Untersuchungen zum vorhandenen Sporenpotential an den drei Standorten bestätigt (siehe Kapitel 6.1.5).

Gröning-Watt: Ebenso wie im Möwenberg-Watt war der Anteil der mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsenen Schnecken bei der ersten Probennahme im Mai am höchsten (56 ± 5 %). Die stetige Abnahme des Anteiles bewachsener Schnecken im Verlauf des Jahres war analog zu den Ergebnissen im Möwenberg-Watt. Mitte April 1993 begann erneut die frühjährliche Entwicklung von *Enteromorpha* spp., die jedoch zu diesem Zeitpunkt mit 8 ± 4 % bewachsener Schnecken weit geringer war als im Vorjahr.

Tonnenleger-Bucht: Über zwei Monate lang waren mehr als 40 % der Gehäuse von *Hydrobia ulvae* bewachsen. Mitte Juni lag der Anteil bewachsener Schnecken bei 57 ± 7 %. In keinem der beiden anderen Gebiete war die relative Präsenz von *Enteromorpha*-Keimlingen über einen so langen Zeitraum derart stark ausgeprägt. Die darauf folgende Abnahme verlief

¹² Statistik-Anhang: Seite IX-X; 11.Unters.

ebenso rasant wie in den beiden anderen Gebieten. Mitte April 1993 waren schon wieder auf $28 \pm 8 \%$ der Schnecken *Enteromorpha*-Keimlinge sichtbar.

Untersuchungen außerhalb des Königshafens:

Um zu überprüfen, ob es sich bei dem Bewuchs von Wattschnecken mit *Enteromorpha*-Keimlingen nur um ein örtliches Phänomen im Königshafen handelt, fand am 21.05.1992 eine einmalige vergleichende Probenahme in einem schlickigen Wattgebiet bei Keitum statt. Die durchschnittliche Abundanz der Wattschnecken betrug 149 ± 35 Schnecken $\times 20 \text{ cm}^2$ ($n = 6$), von denen zu dem Untersuchungszeitpunkt $34 \pm 4 \%$ der Schnecken mit Keimlingen von *Enteromorpha prolifera* bewachsen waren. Keimlinge weiterer *Enteromorpha*-Arten waren auf den Schneckengehäusen nicht vorhanden.

6.2.1.2 Bewuchsdichte auf den einzelnen Schnecken

Eine geringe Abundanz von Wattschnecken muß nicht automatisch als weniger geeignet für die Entwicklung von *Enteromorpha* angesehen werden als eine hohe Abundanz, solange der mehrfache Bewuchs einzelner Schnecken mit Keimlingen nicht untersucht worden ist. Höchstwahrscheinlich lösen sich die Keimlinge beziehungsweise juvenilen Pflanzen im Laufe des Sommers von ihrem Substrat und entwickeln sich womöglich weiter (siehe Diskussion, Kapitel 7.2). Adulte Thalli der dünnröhrigen *Enteromorpha*-Arten treiben in den Sommermonaten in der Regel ohne ihr ursprüngliches Anheftungssubstrat im Wattenmeer umher (SCHORIES & REISE, 1993). Wieviele Keimlinge befanden sich während des Untersuchungszeitraumes an den drei Dauerstationen auf den einzelnen Schnecken? Steht dies im Einklang mit den vorherigen Ergebnissen zu dem prozentualen Bewuchs der Schnecken?

In allen 3 Untersuchungsgebieten waren während der Sommermonate Wattschnecken in den Proben vorhanden, auf deren Gehäuse gleichzeitig mehrere *Enteromorpha*-Keimlinge wuchsen. In der Tonnenleger-Bucht und dem Gröning-Watt, also den Gebieten, in denen im Mai beziehungsweise Juni über die Hälfte der jeweiligen Schneckenpopulation bewachsen war, entwickelten sich im Gegensatz zu dem Möwenberg-Watt zahlreiche *Enteromorpha*-Keimlinge auf den einzelnen Gehäusen. Die höchste Präsenz an mehrfach bewachsenen Schnecken (Abb. 15) stimmt mit dem Zeitraum überein, in dem der höchste Anteil bewachsener Schnecken in den jeweiligen Gebieten während des Jahres aufgetreten war (siehe vorheriges Kapitel).

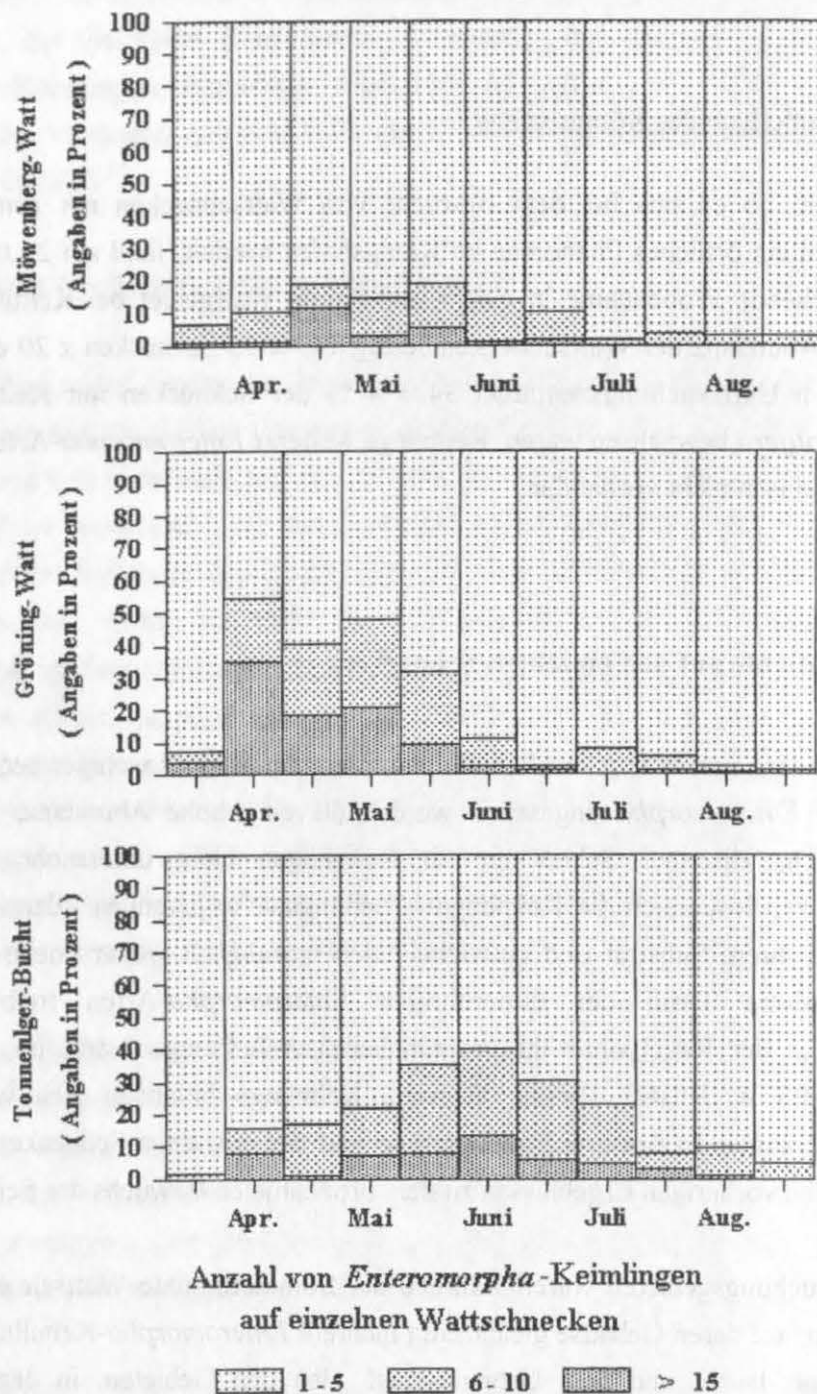


Abb. 15: Absolute Mengen-Verhältnisse der während des Frühjahrs und Sommers 1992 auf den Gehäusen von Wattschnecken (*Hydrobia ulvae*) vorhandenen *Enteromorpha*-Keimlinge. Die jeweiligen Mengenklassen sind in Prozent angegeben.

Im betrachteten Zeitraum veränderten sich die absoluten Abundanzen der *Enteromorpha*-Keimlinge auf den Schneckengehäusen signifikant (einfache ANOVA, Modell: fixed, für jedes Gebiet getrennt betrachtet; $p < 0,0001$ in allen Gebieten)¹³.

Kurzbeschreibung der Bewuchsdichte einzelner Schnecken:

Möwenberg-Watt: In den Monaten April und Mai 1992 trugen mehr als 10 % der Schnecken mehr als fünf Keimlinge auf ihrem Gehäuse. Bei den übrigen Probennahmen lag die Anzahl der *Enteromorpha*-Keimlinge stets zwischen einem einzelnen Thallus und fünf Thalli pro Gehäuse. Lediglich bei einer Probennahme (21.4.92) wurde ein Tier gefunden, das mehr als 20 Keimlinge aufwies. Mitte Mai (11.5.92) war der Anteil mehrfach bewachsener Schnecken am höchsten. Zu diesem Zeitpunkt trugen über 25 % der Tiere mehr als fünf Keimlinge auf ihrem Gehäuse. Von Juni an kam es zu einer raschen Abnahme mehrfach bewachsener Wattschnecken. Anfang Juli lag der Anteil der bewachsenen Schnecken, auf denen sich nur noch ein einziger *Enteromorpha*-Keimling befand, stets über 60 %.

Gröning-Watt: Der zeitliche Verlauf des mehrfachen Bewuchses von Wattschnecken war analog zu dem aus dem Möwenberg-Watt. Die Gesamtanzahl der *Enteromorpha*-Keimlinge, die sich auf den einzelnen Schnecken entwickelten, lag jedoch wesentlich höher. Der Anteil der Schnecken, die mehr als fünf Keimlinge auf ihrem Gehäuse trugen, lag zeitweise bei über 50%, von diesen hatten über die Hälfte sogar mehr als 10 Keimlinge auf ihrem Gehäuse (z. B. am 11.05.92). In den Mai-Proben waren häufiger Schnecken vorhanden, die regelrecht einen kleinen *Enteromorpha*-Rasen (> 40 Keimlinge) auf ihrem Gehäuse trugen.

Tonnenleger-Bucht: Diese Station unterschied sich von den beiden anderen Untersuchungsgebieten. Die meisten *Enteromorpha*-Keimlinge entwickelten sich erst im Juni. Die Anzahl von Keimlingen auf den einzelnen Schnecken übertraf den Bewuchs der Wattschnecken-Population im Möwenberg-Watt bei weitem, andererseits war sie nicht so stark ausgeprägt wie im Gröning-Watt. Lediglich zu einem Zeitpunkt (15.6.92) lag der Anteil der Schnecken, die mehr als fünf *Enteromorpha*-Keimlinge auf ihrem Gehäuse trugen, bei über 40%.

Bei den juvenilen Wattschnecken (Larvenfall von 1992), die in den Sommermonaten in den Bodenproben vorhanden waren (siehe Kapitel 6.2.1.3.1), bildete sich im allgemeinen nur ein *Enteromorpha*-Keimling pro Gehäuse aus. Der Anteil an juvenilen Schnecken, bei denen mehr als ein Keimling auf den Gehäusen vorkamen, lag stets unter einem Prozent.

¹³ Statistik-Anhang: Seite XI-XII; 12.Unters.

6.2.1.3 Abundanzen von Wattschnecken und Keimlingen

Betrachtet man in einem Wattgebiet ausschließlich *Enteromorpha*-Keimlinge, die sich auf Wattschnecken angesiedelt haben, um deren jahreszeitliche Präsenz und Entwicklung zu beschreiben, ist natürlich die Abundanz der Schnecken eine der wichtigsten Größen, die betrachtet werden muß. Dabei ergibt sich ein elementares Problem. Die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* ist ein mobiles Substrat. Ihre Abundanzen schwanken in Abhängigkeit von zahlreichen abiotischen und biotischen Faktoren ständig. Ihre Anzahl kann sich kurzfristig stark erhöhen (z. B. durch einen starken Larvenfall) oder erniedrigen (z.B. durch Verdriftung in der Wassersäule in Abhängigkeit der Windstärke). Unmittelbar betroffen davon sind sowohl die *Enteromorpha*-Keimlinge, die auf ihnen sitzen, als auch die Sporen. Im folgenden werden deshalb die Ergebnisse, die sich daraus ergeben, getrennt vorgestellt:

- Abundanz der Wattschnecken (juvenile und adulte Tiere separat dargestellt),
- Abundanz der bewachsenen Wattschnecken (juvenile und adulte Tiere gemeinsam dargestellt),
- Abundanz der Keimlinge auf den Wattschnecken (unter Berücksichtigung des mehrfachen Bewuchses der Schnecken [siehe auch Kapitel 6.2.1.2]).

6.2.1.3.1 Jahreszeitliche Abundanz der Wattschnecken

Neben der Abundanz der Schnecken und der daraus resultierenden Veränderungen der absoluten Menge an Keimlingen pro Fläche (siehe die nachfolgenden zwei Abschnitte), interessierte vor allem die Frage, ob sich die Menge an ein- und mehrjährigen Schnecken vom Frühjahr bis zum Sommer hin reduziert und, falls sich diese Annahme bestätigt hätte, ob dies auf eine Verdriftung der mit juvenilen *Enteromorpha* spp.-Thalli bewachsenen Schnecken zurückgeführt werden könnte. Desweiteren sollten die Ausgangsbedingungen für die Entwicklung von *Enteromorpha*-Matten zwischen den beiden Jahren bezüglich der Menge an zur Verfügung stehendem Substrat (*Hydrobia ulvae*) miteinander verglichen werden.

Die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* kam an den drei Dauerstationen während des gesamten Untersuchungszeitraumes in großen Dichten vor (Abb. 16). Kleinräumig schwankten die Abundanzen der Wattschnecken zwischen einzelnen Parallelproben jedoch erheblich. Am deutlichsten machte sich dies unmittelbar nach dem Larvenfall der Schnecken bemerkbar. Im Gröning-Watt waren zwischen 476 und 17.280 juvenile Schnecken (500-1000 µm Gehäuselänge der Tiere) in den einzelnen Proben vorhanden. Schon bei makroskopischer Betrachtung des Wattbodens sah man das geklumpfte Vorkommen juveniler und adulter Schnecken.

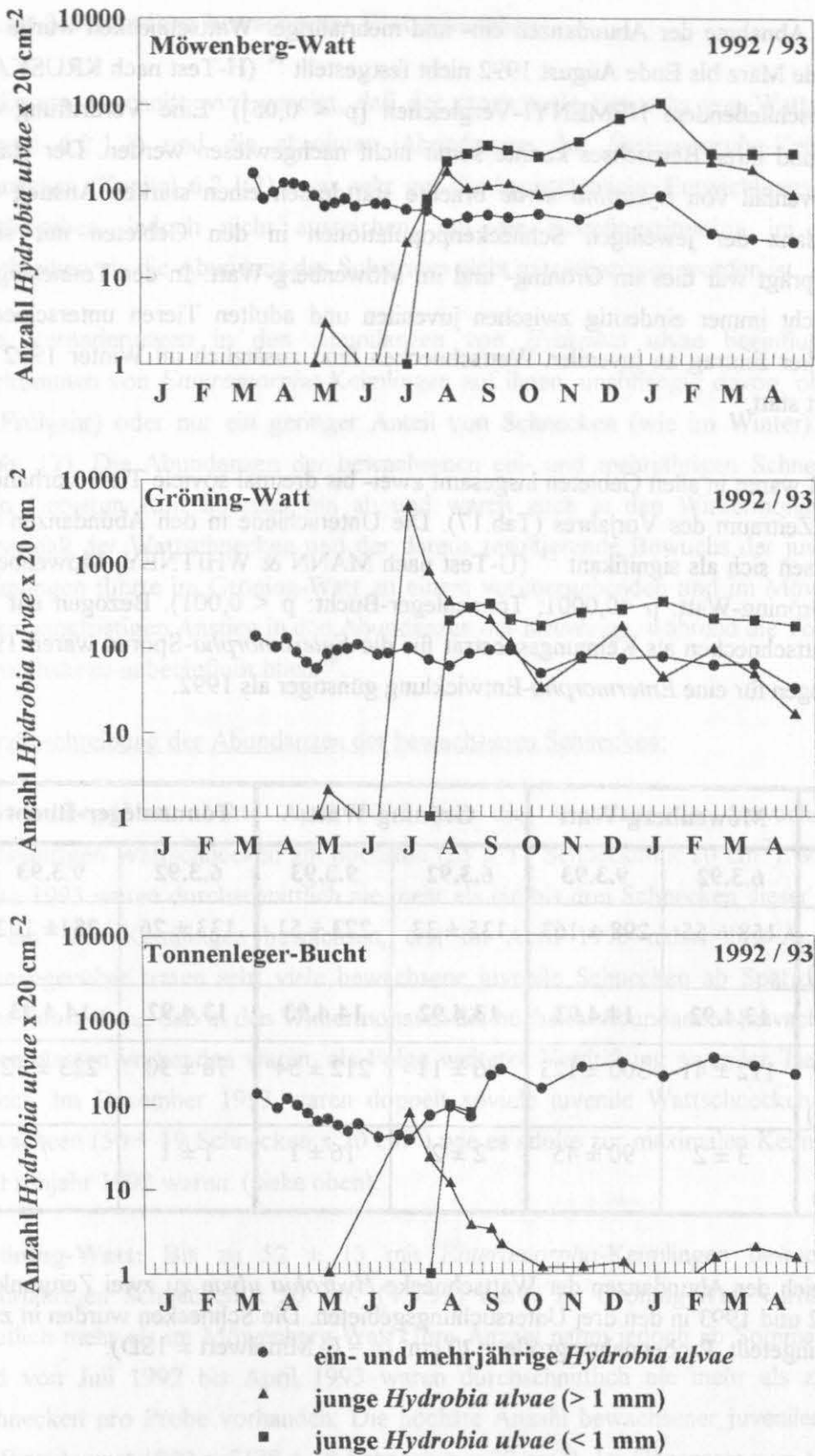


Abb. 16: Jahreszeitliche Veränderungen in den Abundanzen der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* an den drei Dauerstationen. Ein- und mehrjährige Tiere, juvenile Tiere > 1 mm und juvenile Tiere < 1 mm wurden getrennt ausgezählt (n = 6; Mittelwert). Probennahmegröße = 20 cm². Datum: 1992-1993.

Eine signifikante Abnahme der Abundanzen ein- und mehrjähriger Wattschnecken wurde für den Zeitraum Ende März bis Ende August 1992 nicht festgestellt ¹⁴ (H-Test nach KRUSKAL-WALLIS mit anschließendem NEMENYI-Vergleichen [$p < 0,05$]). Eine Verdriftung der Schnecken aufgrund ihres Bewuchses konnte somit nicht nachgewiesen werden. Der starke sommerliche Larvenfall von *Hydrobia ulvae* brachte stattdessen einen starken Anstieg der gesamten Abundanz der jeweiligen Schneckenpopulationen in den Gebieten mit sich. Besonders ausgeprägt war dies im Gröning- und im Möwenberg-Watt. In der Tonnenleger-Bucht konnte nicht immer eindeutig zwischen juvenilen und adulten Tieren unterschieden werden. Ein starker Eintrag an juvenilen Wattschnecken fand zusätzlich im Winter 1992 im Möwenberg-Watt statt.

Im Frühjahr 1993 waren in allen Gebieten insgesamt zwei- bis dreimal so viele Tiere vorhanden wie im gleichen Zeitraum des Vorjahres (Tab.17). Die Unterschiede in den Abundanzen der Schnecken erwiesen sich als signifikant ¹⁵ (U-Test nach MANN & WHITNEY; Möwenberg-Watt: $p < 0,01$; Gröning-Watt: $p < 0,0001$; Tonnenleger-Bucht: $p < 0,001$). Bezogen auf die Funktion der Wattschnecken als Keimungssubstrat für die *Enteromorpha*-Sporen waren 1993 die Voraussetzungen für eine *Enteromorpha*-Entwicklung günstiger als 1992.

	Möwenberg-Watt		Gröning-Watt		Tonnenleger-Bucht	
	6.3.92	9.3.93	6.3.92	9.3.93	6.3.92	9.3.93
<i>Hydrobia ulvae</i> (1000 μm - Sieb)	158 \pm 55	298 \pm 163	135 \pm 33	273 \pm 51	133 \pm 26	281 \pm 102
	13.4.92	14.4.93	13.4.92	14.4.93	13.4.92	14.4.93
<i>Hydrobia ulvae</i> (1000 μm - Sieb)	112 \pm 41	300 \pm 123	66 \pm 11	212 \pm 54	78 \pm 30	223 \pm 32
<i>Hydrobia ulvae</i> (500 μm - Sieb)	3 \pm 2	90 \pm 45	2 \pm 2	16 \pm 1	1 \pm 1	?

Tab. 17: Vergleich der Abundanzen der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* zu zwei Zeitpunkten im Frühjahr 1992 und 1993 in den drei Untersuchungsgebieten. Die Schnecken wurden in zwei Größenklassen eingeteilt. Probennahmegröße = 20 cm² (n = 6; Mittelwert \pm 1SD).

¹⁴ Statistik-Anhang: Seite XIII-XIV; 13.Unters.

¹⁵ Statistik-Anhang: Seite XIV; 14.Unters.

6.2.1.3.2 Abundanz bewachsener Wattschnecken

In diesem Abschnitt wird gezeigt, daß der prozentuale Bewuchs von Wattschnecken (siehe Kapitel 6.2.1.1) und die absoluten Abundanzen der *Enteromorpha*-Keimlinge auf den Schnecken (Kapitel 6.2.1.2) zwar sehr gut die hauptsächliche Entwicklungsphase der Algen wiedergeben, jedoch nicht ausreichen, um die Keimlingssituation im Wattenmeer zu beschreiben, da die Abundanz des Substrates nicht miteinbezogen worden ist.

Alle Veränderungen in den Abundanzen von *Hydrobia ulvae* beeinflussten direkt das Vorkommen von *Enteromorpha*-Keimlingen auf ihnen, unabhängig davon, ob ein hoher (wie im Frühjahr) oder nur ein geringer Anteil von Schnecken (wie im Winter) bewachsen war (Abb. 17). Die Abundanzen der bewachsenen ein- und mehrjährigen Schnecken nahmen in allen Gebieten zum Sommer hin ab und waren auch in den Wintermonaten niedrig. Der Larvenfall der Wattschnecken und der daraus resultierende Bewuchs der juvenilen Tiere mit Keimlingen führte im Gröning-Watt zu einem vorübergehenden und im Möwenberg-Watt zu einem langfristigen Anstieg in den Abundanzen der Keimlinge, während die Tonnenleger-Bucht davon nahezu unbeeinflusst blieb ¹⁶.

Kurzbeschreibung der Abundanzen der bewachsenen Schnecken:

Möwenberg-Watt: Mitte April 1992 war die Abundanz der bewachsenen ein- und mehrjährigen Wattschnecken am höchsten (25 ± 11 Schnecken $\times 20 \text{ cm}^2$). Von Juli 1992 bis März 1993 waren durchschnittlich nie mehr als ein bis drei Schnecken dieser Altersklasse pro 20 cm^2 mit Keimlingen bewachsen, erst im April 1993 nahm ihre Anzahl wieder zu. Demgegenüber traten sehr viele bewachsene juvenile Schnecken ab Spätsommer 1992 auf. Dies führte dazu, daß in den Wintermonaten die höchsten Abundanzen bewachsener Tiere aller Altersklassen vorhanden waren, als Folge weiterer Verdriftung juveniler Tiere in das Gebiet hinein. Im Dezember 1993 waren doppelt so viele juvenile Wattschnecken mit Keimlingen bewachsen (50 ± 19 Schnecken $\times 20 \text{ cm}^2$) wie es adulte zur maximalen Keimlingsentwicklung im Frühjahr 1992 waren. (siehe oben).

Gröning-Watt: Bis zu 52 ± 13 mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsene ein- und mehrjährigen Schnecken $\times 20 \text{ cm}^2$ (4.5.92) waren im Gröning-Watt vorhanden. Dies war deutlich mehr als im Möwenberg-Watt. Ihre Anzahl nahm jedoch ab Sommer 1992 rasch ab, und von Juli 1992 bis April 1993 waren durchschnittlich nie mehr als zwei bewachsene Schnecken pro Probe vorhanden. Die höchste Anzahl bewachsener juveniler Schnecken trat Anfang August 1992 auf (78 ± 48 Schnecken $\times 20 \text{ cm}^2$). Im Gegensatz zum Möwenberg-Watt waren in den Wintermonaten hingegen kaum juvenile Schnecken mit Keimlingen bewachsen.

¹⁶ Statistik-Anhang: Seite XIV-XVI; 15. Unters.



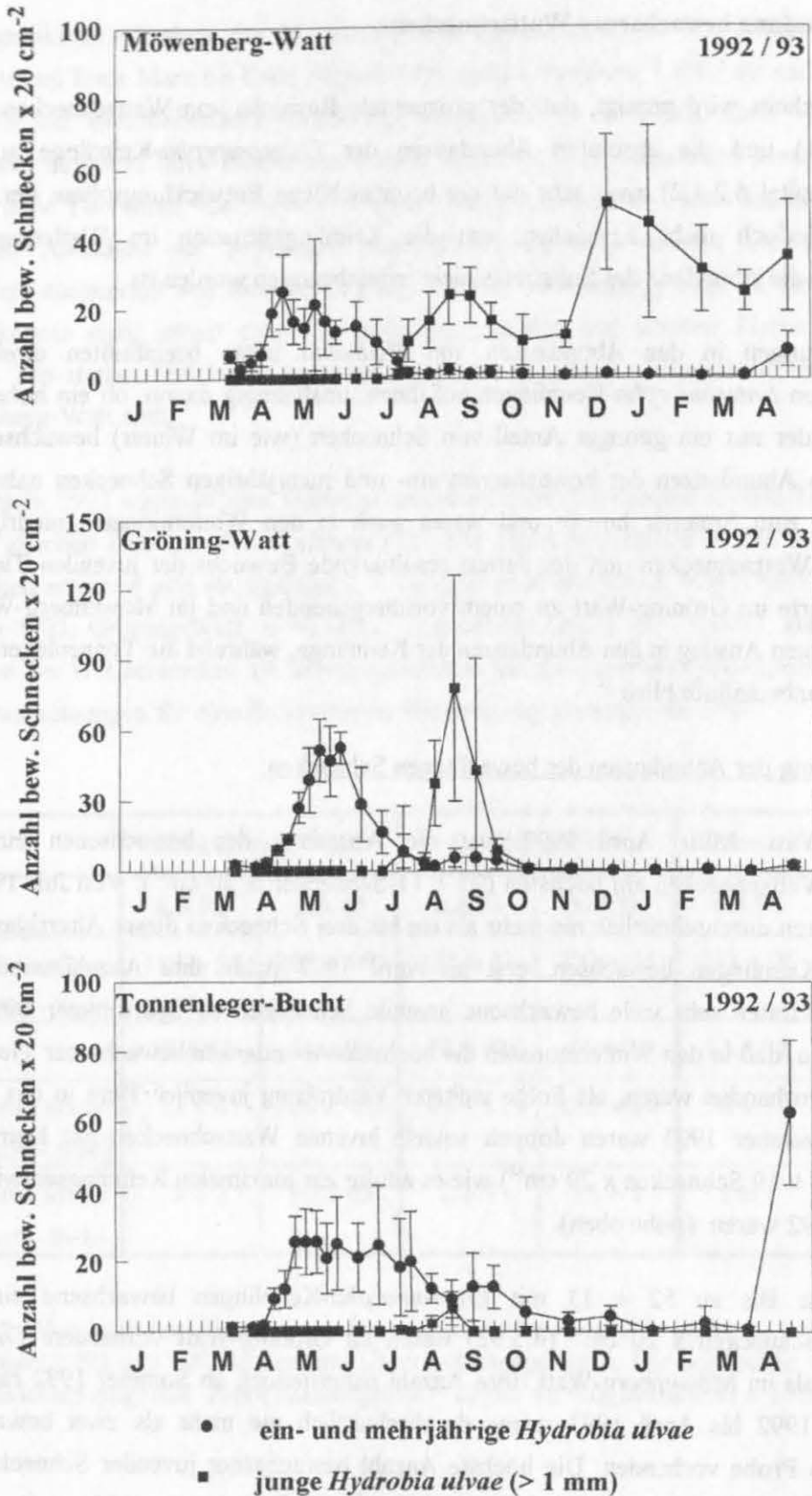


Abb. 17: Abundanz der mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsenen Wattschnecken (*Hydrobia ulvae*) an den drei Dauerstationen (März 1992 - April 1993). Juvenile und adulte Schnecken wurden getrennt ausgezählt. Die Y-Achsen haben einen unterschiedlichen Maßstab. Probennahmegröße = 20 cm². (n = 6; Mittelwert ± 1 SD).

Tonnenleger-Bucht: Zwischen 26 ± 7 (21.4.92) und 19 ± 14 (30.6.92) Wattschnecken $\times 20 \text{ cm}^2$ waren in den Frühjahrsproben mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen. In den Winterproben hingegen waren nahezu keine bewachsenen Tiere in den Proben vorhanden. Erst Mitte April 1993 nahm die Anzahl der bewachsenen Schnecken wieder zu (63 ± 21 Schnecken $\times 20 \text{ cm}^2$) und lag wesentlich höher als zum gleichen Zeitpunkt des Vorjahres.

6.2.1.3.3 Abundanz der Keimlinge

Im Gegensatz zu den adulten Tieren, die häufig mehrere *Enteromorpha*-Keimlinge auf ihren Gehäusen trugen, waren die juvenilen Wattschnecken meist nur mit einem einzigen Keimling bewachsen. Die Abundanzen sämtlicher Keimlinge in den drei Gebieten sind unter Berücksichtigung des mehrfachen Bewuchses einzelner Schnecken in Abbildung 18 dargestellt. Im Gröning-Watt waren mit über 300 Keimlingen $\times 20 \text{ cm}^2$ (Frühjahr 1992), verglichen mit den beiden anderen Gebieten, die meisten Keimlinge vorhanden. In der Tonnenleger-Bucht schwankte deren Abundanz von Mitte April bis Juli 1992 zwischen 80 und 200 Keimlingen pro 20 cm^2 -Probe. Am geringsten war die Abundanz der Keimlinge (< 90 Keimlinge $\times 20 \text{ cm}^2$) im Möwenberg-Watt. In allen drei Gebieten lag im Frühjahr die Anzahl von Keimlingen aufgrund des mehrfachen Bewuchses der Schnecken deutlich über der Anzahl bewachsener Schnecken (vorheriges Kapitel). Zum Herbst hin waren dagegen fast keine Unterschiede zu erkennen (Vergleich von Abb. 17 mit Abb. 18; Maßstab der Achsen unterschiedlich!), weil kaum noch ein mehrfacher Bewuchs der Schnecken vorkam (siehe auch Kapitel 6.2.1.2).

6.2.1.4 Die Bedeutung der Gehäuselänge für den Bewuchs mit Keimlingen

Bei der Auswertung des Probenmaterials aus dem Frühjahr fiel auf, daß vorwiegend große Wattschnecken *Enteromorpha*-Keimlinge auf ihrem Gehäuse trugen (Abb.19). Sind diese Unterschiede signifikant und worauf beruhen sie?

An den drei Stationen im Königshafen wurde die Größenzusammensetzung der Wattschnecken-Populationen zu zwei Zeitpunkten im Jahr gemessen. Bei Schnecken, die vom Mai 1992 stammten, wurde mit dem KOLMOGOROFF-SMIRNOFF-Test geprüft, ob sich die Gehäuselängen der mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsenen Schnecken signifikant von denen der Schnecken ohne Bewuchs unterscheiden oder ob sie der gleichen Grundgesamtheit angehören¹⁷.

¹⁷ Statistik-Anhang: Seite XVI; 16.Unters.

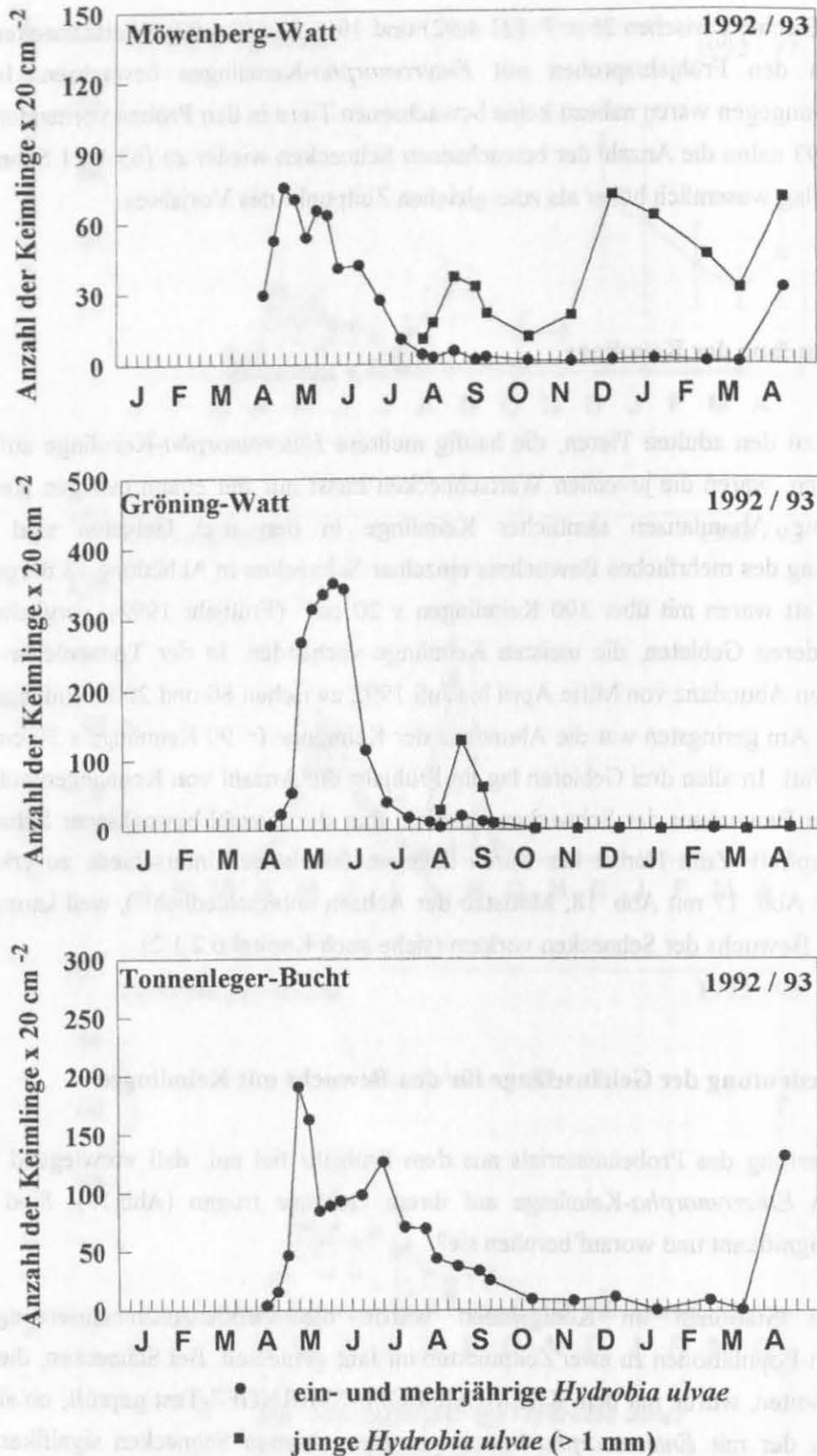


Abb. 18: Abundanz von *Enteromorpha*-Keimlingen auf der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* unter Berücksichtigung mehrfachen Bewuchses einzelner Tiere in den drei Untersuchungsgebieten (März 1992 - Bis April 1993). Juvenile und adulte Tiere wurden getrennt ausgewertet. Die Y-Achsen haben einen unterschiedlichen Maßstab. Probennahmegröße = 20 cm². (n = 6; Mittelwert).

Die Unterschiede zwischen bewachsenen und unbewachsenen Schnecken waren im Frühjahr in allen drei Gebieten signifikant (Tab. 18). Im Sommer wurde zu mehreren Zeitpunkten der prozentuale Anteil juveniler Wattschnecken (Gehäuselänge > 1mm; Larvenfall 1992), die mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen waren, mit dem Anteil bewachsener adulter Tiere verglichen¹⁸ (zweifache ANOVA, Modell: fixed; Anschluß-Test nach TUKEY). Die Größenklassen der in den drei Gebieten im Juli vorhandenen Wattschnecken können dem Anhang entnommen werden (Anhang: Seite XXVII). Signifikante Unterschiede im Bewuchs juveniler und adulter Schnecken traten im Sommer nur an den wenigsten Probennahmetagen auf. Getestet wurden nur die Ergebnisse aus dem Möwenberg-Watt und dem Gröning-Watt, da der Larvenfall in der Tonnenleger-Bucht sehr gering war und sich juvenile und einjährige Tiere nicht immer unterscheiden ließen.

Standort	max. neg. Differenz	max. pos. Differenz	p - level	Länge der Schnecken (unbew.) X ± 1 SD	Länge der Schnecken (bew.) X ± 1 SD	n (unbew.)	n (bew.)
Möwenberg- Watt	- 0,520	0,0026	p < 0,001	2,54 ± 0,60	3,28 ± 0,51	381	127
Gröning- Watt	- 0,451	0,0026	p < 0,001	3,17 ± 0,73	3,74 ± 0,48	191	314
Tonnenleger- Bucht	- 0,292	0,0549	p < 0,001	3,81 ± 0,71	4,02 ± 0,45	243	252

Tab. 18: Unterschiede in der Größe zwischen Wattschnecken, die mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen waren und Schnecken ohne Aufwuchs. Der KOLMOGOROFF-SMIRNOFF-Test zeigt, daß die bewachsenen und unbewachsenen Schnecken keine gemeinsame Grundeinheit bilden. Angegeben sind die maximale negative und positive Differenz zwischen den Gruppen, die Signifikanzebene, die mittlere Gehäuselänge in Millimetern mit Standardabweichungen sowie die Anzahl der Schnecken. Datum: Mai 1992.

Die statistische Auswertung der Ergebnisse vom Frühjahr 1992 (signifikante Unterschiede zwischen juvenilen und adulten Schnecken) und Sommer 1992 (keine signifikanten Unterschiede) zeigte, daß im Frühjahr der Bewuchs der Schnecken von anderen Faktoren abhängt als im Sommer. Der Bewuchs der Schnecken ist allerdings unabhängig vom Zustand (Korrosion) ihres Gehäuses.

¹⁸ Statistik-Anhang: Seite XVI-XVII; 17.Unters.

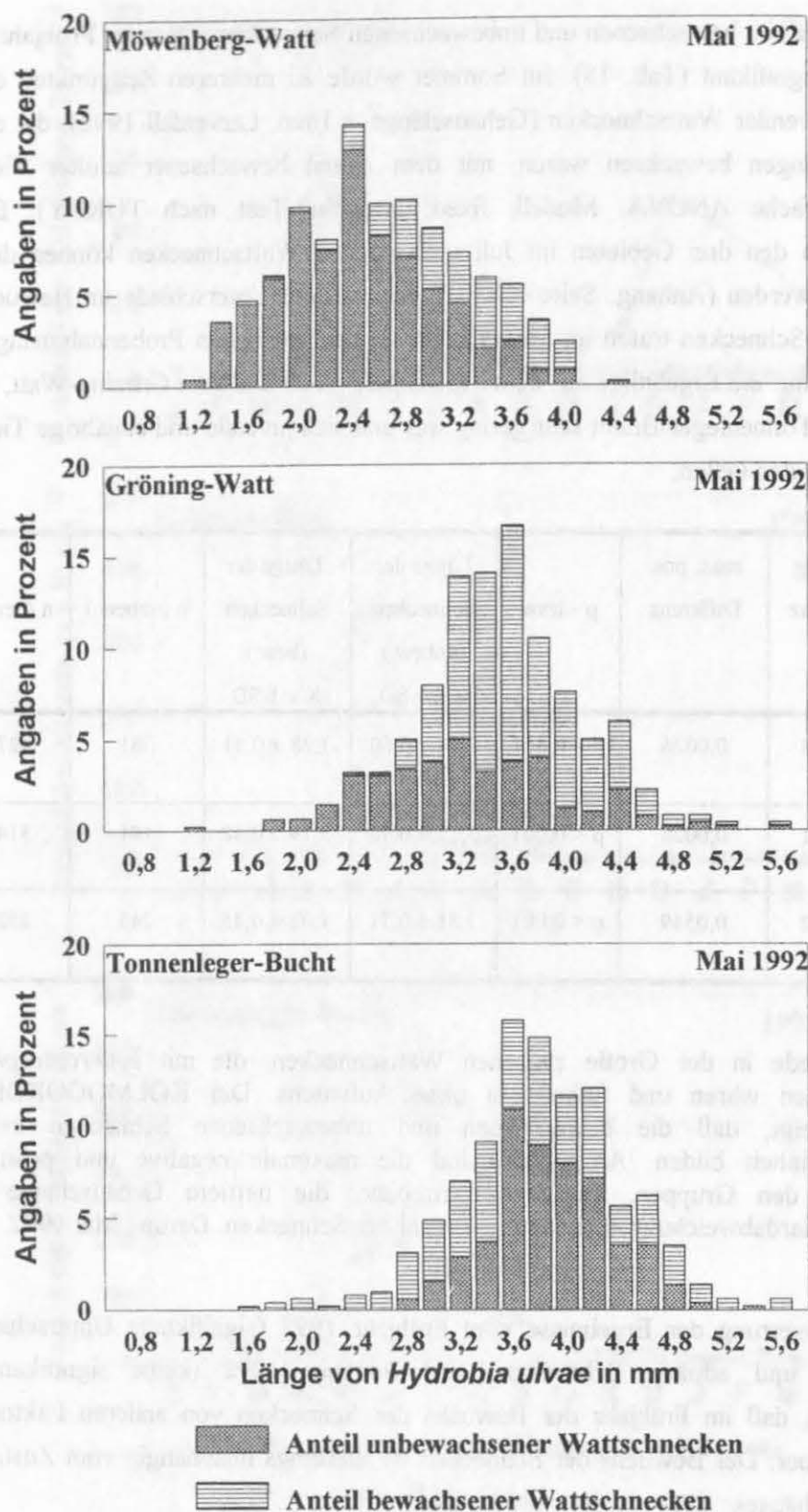


Abb. 19: Prozentuale Größenverteilung der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* in den drei Untersuchungsgebieten (Angabe der Gehäuselänge in mm). Schnecken, die *Enteromorpha*-Keimlinge auf ihrem Gehäuse trugen, wurden von denen ohne Aufwuchs unterschieden. Datum: Anfang Mai 1992. (für jeden Standort war $n > 500$).

Untersuchungen außerhalb des Königshafens

Um zu untersuchen, ob Unterschiede im Bewuchs zwischen juvenilen und adulten Tieren im Frühjahr auch in anderen Gebieten vorhanden sind, wurden die im Mai 1992 bei Keitum genommenen Proben ebenso ausgewertet wie die aus dem Königshafen (Abb.20). Die Unterschiede im Bewuchs mit *Enteromorpha*-Keimlingen erwiesen sich zwischen juvenilen und adulten Tieren als signifikant (getestet nach KOLMOGOROFF-SMIRNOFF) ¹⁹.

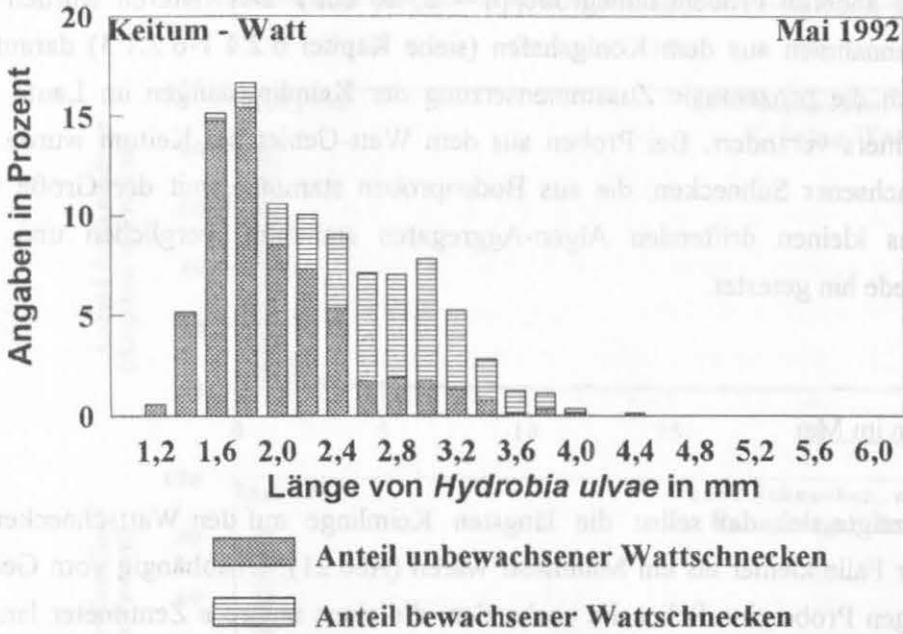


Abb. 20: Prozentuale Größenverteilung von *Hydrobia ulvae* im Schlickwatt bei Keitum (Gehäuselänge in mm). Der Anteil der Wattschnecken, der mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen war, ist besonders gekennzeichnet. Datum: 21.05.92. (n = 899)

6.2.1.5 Länge der Keimlinge auf den Gehäusen der Schnecken

Die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* stellt nur ein sehr kleines Substrat für *Enteromorpha*-Keimlinge dar. SCHORIES & REISE (1993) zeigten, daß heranwachsende *Enteromorpha*-Keimlinge mitsamt ihrem Substrat, den Schnecken, verdriften und zusammen mit anderen juvenilen Pflanzen kleine Aggregate ausbilden können. Wie lang werden die Keimlinge aus dem Königshafen, bevor sie mit den Wattschnecken verdriften? Kann man ein Wachstum der Keimlinge auf den Schnecken erkennen? Kann man aufzeigen, ob die umhertreibenden

¹⁹ Statistik-Anhang: Seite XVI; 16.Unters.

juvenilen Pflanzen aus dem gleichen Gebiet stammen oder über weite Entfernungen transportiert worden sind?

Zur Beantwortung dieser Fragen wurden drei verschiedene Untersuchungen durchgeführt. Um die maximale Länge der Keimlinge auf den Wattschnecken zu ermitteln, wurden Anfang Mai von den drei Dauerstationen aus dem Königshafen die jeweils längsten Keimlinge von mehr als 1000 bewachsenen Schnecken vermessen ($n = 4$; 500 cm² Bodenprobe). Die gleiche Untersuchung wurde auch bei Keitum durchgeführt, jedoch mit einer anderen Anzahl von Parallelen und einer anderen Probennahmegröße ($n = 6$; 20 cm²). Desweiteren wurden die regelmäßigen Probennahmen aus dem Königshafen (siehe Kapitel 6.2.1.1-6.2.1.3) daraufhin ausgewertet, ob sich die prozentuale Zusammensetzung der Keimlingslängen im Laufe des Frühjahrs und Sommers verändert. Bei Proben aus dem Watt-Gebiet bei Keitum wurde die Gehäuselänge bewachsener Schnecken, die aus Bodenproben stammen, mit der Größe von Schnecken, die aus kleinen driftenden Algen-Aggregaten stammen, verglichen und auf mögliche Unterschiede hin getestet.

Die Keimlingslängen im Mai

An allen Stationen zeigte sich, daß selbst die längsten Keimlinge auf den Wattschnecken in 60 - 80 Prozent der Fälle kleiner als ein Millimeter waren (Abb.21). Unabhängig vom Gebiet war in keiner einzigen Probe eine Schnecke vorhanden, die einen mehrere Zentimeter langen *Enteromorpha*-Faden auf ihrem Gehäuse trug. An allen drei Stationen im Königshafen lag die Größe des längsten Keimlings übereinstimmend bei 23 Millimetern, im Wattgebiet bei Keitum blieb der längste Keimling unter 12 Millimetern. Unabhängig davon wurden auf dem Wattboden bei Keitum jedoch auch einzelne Wattschnecken gefunden, die über 20 Zentimeter lange *Enteromorpha*-Thalli auf ihrem Gehäuse trugen und offensichtlich noch nicht mit diesen verdriftet worden waren.

Die Anzahl kleiner *Enteromorpha*-Aggregate, die sich im Mai bei der Station nahe Keitum auf dem Wattboden befand, war im Verhältnis zur Anzahl von bewachsenen Wattschnecken im Sediment sehr gering. Dies erklärt, warum in den Bodenproben kaum größere Keimlinge vorhanden waren. Im oberen Gezeitenbereich war auf einer Fläche von vier Quadratmetern meist weniger als ein Algen-Aggregat vorhanden. Die Anzahl der Schnecken in den Aggregaten schwankte zwischen 147 und 723 bewachsenen Tieren ($n = 6$). Die mittlere Abundanz bewachsener Wattschnecken aus den Bodenproben lag bei 100.000 ± 27.000 Individuen $\times 4 \text{ m}^2$. Nur ein sehr geringer Teil der Keimlinge entwickelte sich weiter zu adulten Pflanzen.

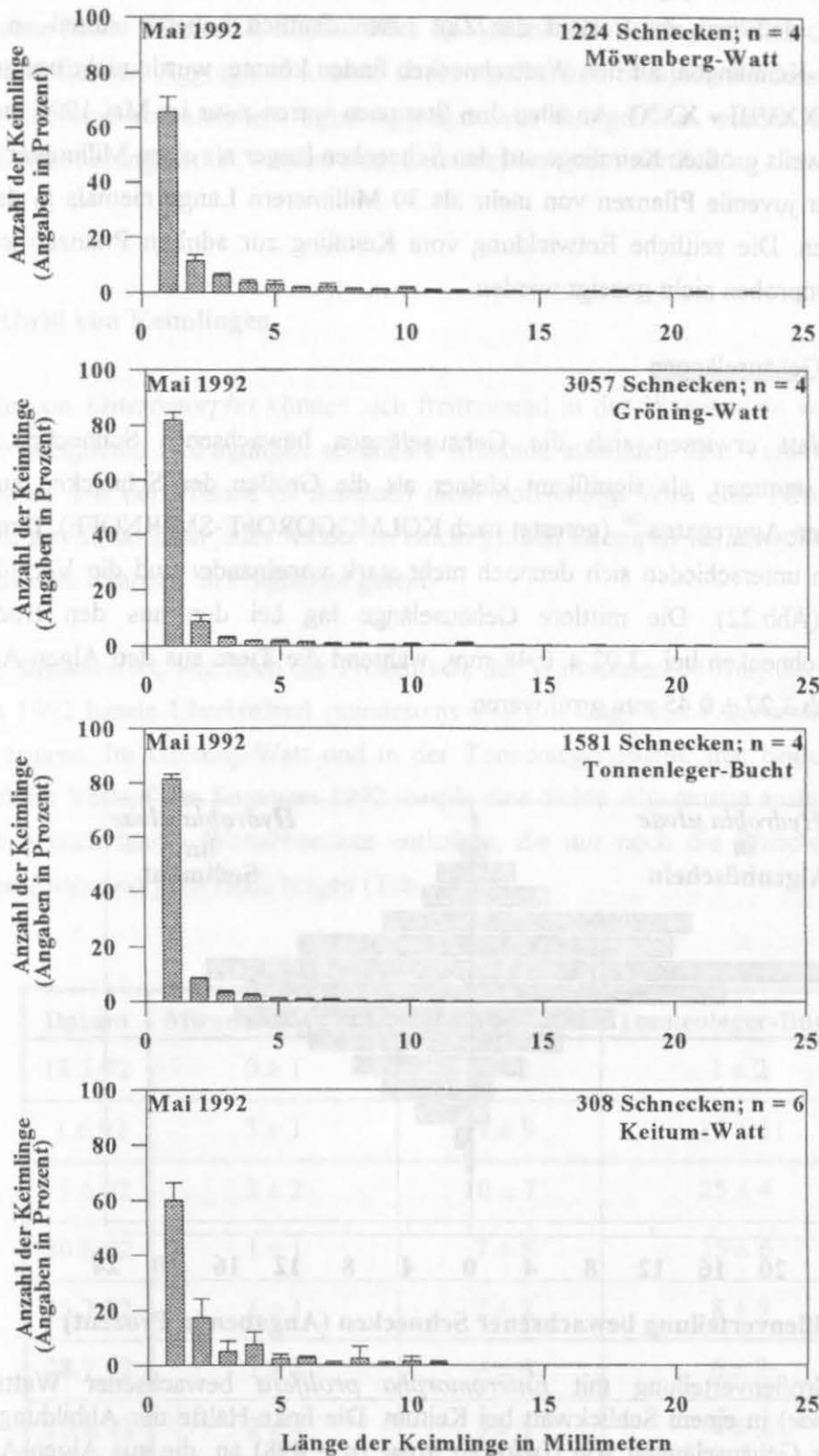


Abb. 21: Länge von *Enteromorpha*-Keimlingen aus vier verschiedenen Gebieten auf der Wattschnecke *Hydrobia ulvae*. Vermessen wurde jeweils nur der längste Keimling pro Schnecke. Datum: Mai 1992. In den Graphiken steht oben rechts jeweils die Summe aller vermessener Keimlinge und die Anzahl der genommenen Parallelproben.

Die Keimlingslängen im Verlauf der Zeit

Die Annahme, daß man im Verlauf der Zeit einen deutlich höheren Anteil an größeren *Enteromorpha*-Keimlingen auf den Wattschnecken finden könnte, wurde nicht bestätigt (siehe Anhang Seite XXVIII - XXX). An allen drei Stationen waren zwar im Mai 1992 mehr als 50 Prozent der jeweils größten Keimlinge auf den Schnecken länger als einen Millimeter, wogegen Keimlinge oder juvenile Pflanzen von mehr als 30 Millimetern Länge niemals in den Proben enthalten waren. Die zeitliche Entwicklung vom Keimling zur adulten Pflanzen konnte mit Hilfe der Bodenproben nicht gezeigt werden.

Vergleich der Gehäuselängen

Im Keitum-Watt erwiesen sich die Gehäuselängen bewachsener Schnecken, die aus Bodenproben stammen, als signifikant kleiner als die Größen der Schnecken aus kleinen driftenden Algen-Aggregaten²⁰ (getestet nach KOLMOGOROFF-SMIRNOFF). Ihre mittleren Gehäuselängen unterschieden sich dennoch nicht stark voneinander und die Verteilungsform war ähnlich (Abb.22). Die mittlere Gehäuselänge lag bei den aus den Bodenproben stammenden Schnecken bei $3,02 \pm 0,48$ mm, während die Tiere aus den Algen-Aggregaten durchschnittlich $3,27 \pm 0,45$ mm groß waren.

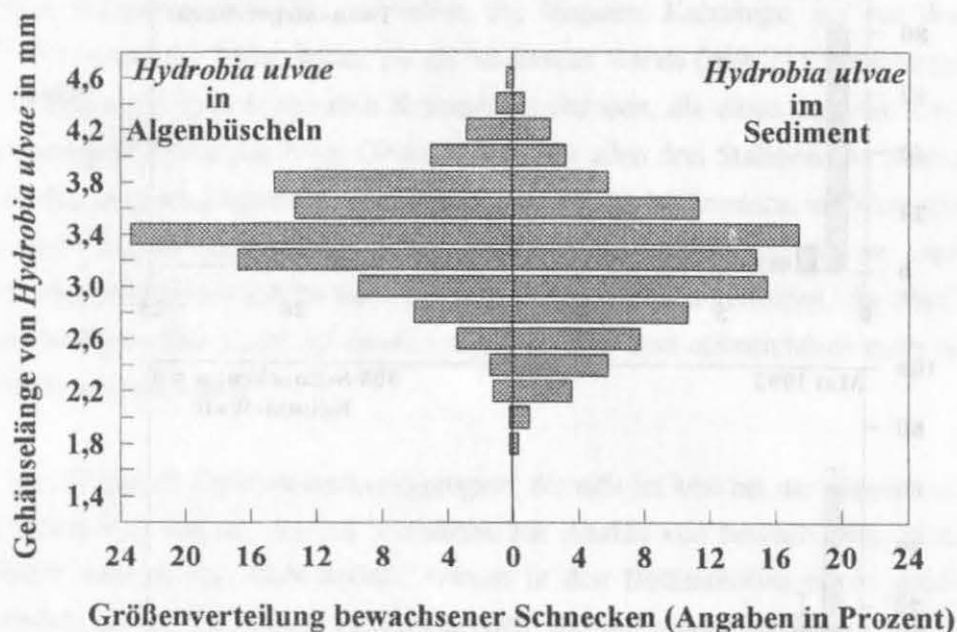


Abb. 22: Größenverteilung mit *Enteromorpha prolifera* bewachsener Wattschnecken (*Hydrobia ulvae*) in einem Schlickwatt bei Keitum. Die linke Hälfte der Abbildung zeigt die Verteilung der Gehäuselängen von *Hydrobia ulvae* (n = 498) an, die aus Algen-Aggregaten stammen, rechts die von Wattschnecken (n = 310) aus Sedimentproben. Datum: 21.05.92.

²⁰ Statistik-Anhang: Seite XVI-XVII; 17.Unters.

Dieses Ergebnis war bei den Untersuchungen im Königshafen von praktischem Nutzen, wo sich die Größen der Wattschnecken in den einzelnen Untersuchungsgebieten stark voneinander unterschieden (siehe Tabelle 18, Kapitel 6.2.1.4). Anhand der Größe der Wattschnecken in den dort umherdriftenden Aggregaten konnte direkt im Freiland beurteilt werden, ob die in den einzelnen Gebieten vorhandenen Algen-Aggregate vor Ort gebildet wurden oder aus einem anderen Gebiet herangedriftet worden sind. Letzteres war nicht der Fall.

6.2.1.6 Abriß von Keimlingen

Fragmente von *Enteromorpha* können sich freitreibend in der Wassersäule weiterentwickeln und unter geeigneten Bedingungen sekundäre Rhizoide ausbilden. Die Verbindung zwischen dem Substrat und der Pflanze ist demnach nicht notwendig. Wird eine Pflanze in mehrere Fragmente geteilt, so kann jedes wieder zu einem großen Exemplar heranwachsen. Wie häufig werden juvenile Pflanzen in Fragmente geteilt?

Es wurde ausgewertet, wie hoch der Prozentsatz der Wattschnecken war, die im Verlauf des Sommers 1992 basale Überbleibsel (mindestens 200 µm lang) von *Enteromorpha* auf ihrem Gehäuse trugen. Im Gröning-Watt und in der Tonnenleger-Bucht, den beiden Gebieten, in denen sich im Verlauf des Sommers 1992 jeweils eine dichte Algenmatte ausbildete, waren in den Proben auch häufig Wattschnecken enthalten, die nur noch die Rhizoide und basalen Enden von *Enteromorpha*-Thalli trugen (Tab. 19).

Datum	Möwenberg-Watt	Gröning-Watt	Tonnenleger-Bucht
18.5.92	0 ± 1	3 ± 2	1 ± 2
1.6.92	3 ± 1	11 ± 9	14 ± 11
15.6.92	3 ± 2	10 ± 7	25 ± 4
30.6.92	1 ± 1	7 ± 5	15 ± 6
13.7.92	1 ± 1	2 ± 2	8 ± 5
28.7.92	1 ± 2	4 ± 4	6 ± 3
10.8.92	2 ± 4	3 ± 1	4 ± 3

Tab. 19: Prozentualer Anteil der Wattschnecken, die an den drei Dauerstationen im Königshafen basale Überbleibsel von *Enteromorpha*-Keimlingen auf ihren Gehäusen trugen. Zeitraum: Mai 1992 - August 1993. Probennahmegröße = 20 cm². (n = 6; Mittelwert ± 1SD).

Von den Wattschnecken, die in der Tonnenleger-Bucht vorkamen, trug Mitte Juni nahezu jede vierte Schnecke ($24,7 \pm 3,9 \%$) basale Überbleibsel von *Enteromorpha*-Keimlingen auf ihrem Gehäuse. Im Gröning-Watt lag der Anteil von Schnecken mit Überbleibseln von Keimlingen niedriger. Im Möwenberg-Watt wurden während der ganzen Algenentwicklung kaum unvollständige *Enteromorpha*-Keimlinge auf den Schnecken gefunden. Kamen auf den Schnecken Keimlinge oder juvenile Pflanzen vor, die nur noch anhand des übriggebliebenen basalen Restes zu erkennen waren, so lag deren absolute Abundanz auf den einzelnen Tieren meisten zwischen einem und drei Exemplaren pro Gehäuse und somit deutlich niedriger als die durchschnittliche Abundanz intakter Keimlinge pro Gehäuse (siehe Kapitel 6.2.1.2). Die Erhöhung der Abundanzen von *Enteromorpha* durch Fragmentation ist auf der Ebene der Keimlinge nicht besonders stark ausgeprägt. Wodurch die Fragmente entstanden sind, wurde nicht weiter untersucht.

6.2.1.7 Arten-Spektrum der Keimlinge

Die Ergebnisse dieser Untersuchung haben gezeigt, daß Wattschnecken bei der Entwicklung von fünf *Enteromorpha*-Arten (*E. clathrata*, *E. flexuosa*, *E. prolifera*, *E. radiata*, *E. torta*) eine entscheidende Rollen spielen, woraufhin sich die Frage stellt, welche anderen Algen-Arten noch auf den Gehäusen der Schnecken vorkommen und in welchem Ausmaß. Wie groß ist die Bedeutung der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* als Substrat für andere Makroalgen?

An den drei Dauerstationen wurde der Bewuchs der Wattschnecken mit Keimlingen anderer Makroalgen regelmäßig notiert. Obwohl auch einige andere Makroalgen die Gehäuse der Wattschnecken besiedelten, dominierten doch zu jeder Jahreszeit *Enteromorpha*-Keimlinge (Tab. 20). Einzellreihige Grünalgenfäden (*Cladophora*, *Hormiscia*, *Rhizoclonium*, *Ulothrix*) waren auf den ein- und mehrjährigen Wattschnecken im Gröning-Watt nur bei zwei Probennahmen mit einem Anteil von mehr als 5 % vertreten. Im Möwenberg-Watt und in der Tonnenleger-Bucht waren bei keiner Probennahme mehr als 2 % der Tiere mit einzellreihigen Grünalgenfäden bewachsen. Gelegentlich kamen Keimlinge anderer *Enteromorpha*-Arten sowie welche von *Ulva* spp., *Ectocarpus* spp., *Pilayella littoralis* und *Ceramium rubrum* auf den Schneckengehäusen vor. Es fiel auf, daß Keimlinge aus der Gattung *Cladophora* fast nie auf den Wattschnecken vorhanden waren, obwohl die adulten Pflanzen im Juli und August 1992 sowohl im Gröning-Watt als auch in der Tonnenleger-Bucht, zum Teil erheblich zur gesamten Grünalgen-Biomasse beitrugen. Ebenso wurden keine Keimlinge der Grünalge *Chaetomorpha sutoria*, die ebenfalls dichte Bestände im Königshafen ausbildete, gefunden.

Grünalgen

Cladophora spp. Kütz.
Enteromorpha clathrata (Roth) Grev.
Enteromorpha compressa (L.) Grev.
Enteromorpha flexuosa (Wulfen ex Roth) Pignatti
Enteromorpha prolifera (O. F. Müller) J. G. Ag.
Enteromorpha radiata J. G. Ag.
Enteromorpha ralfsii Harvey
Enteromorpha simplex (Vinogradova) Koeman
Enteromorpha torta (Mert. in Jürgens) Reinb.
Hormiscia penicilliformis (Roth) Fries
Monostroma grevillei (Thuret) Wittr.
Rhizoclonium riparium (Roth) Harvey
Ulothrix flacca (Dillw.) Thuret in Le Jolis
Ulothrix implexa (Kütz.) Kütz.
Ulva spp. L.

Braunalgen

Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jolis
Pilayella littoralis (L.) Kjellm.

Rotalgen

Ceramium rubrum (Huds.) C. A. Ag.

Tab. 20: Keimlinge von Makroalgen, die sich im Königshafen auf dem Gehäuse der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* angesiedelt hatten. Untersuchungszeitraum: März 1992 - April 1993.

Auffälligster Vertreter auf dem Gehäuse der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* neben den *Enteromorpha*-Keimlingen war die Grünalge *Monostroma grevillei*. Obwohl nur wenige Wattschnecken im Zeitraum von März bis Mai 1992 von *Monostroma* besiedelt wurden, entwickelten sich diese auf den Schnecken-Gehäusen häufig zu größeren Exemplaren (Durchmesser > 1 Zentimeter). In der Tonnenleger-Bucht bildeten die Wattschnecken-Gehäuse das häufigste Substrat für *Monostroma*. Nahezu jeder sichtbare *Monostroma*-Thallus war an einer Wattschnecke verankert. Im Möwenberg-Watt besiedelte *Monostroma* hingegen vor allem überwinterte Seegrass-Blätter und Herzmuschel-Schalen.

6.2.2 Keimlinge auf Sandkörnern

In Kapitel 6.1.5 wurde gezeigt, welches Potential an *Enteromorpha*-Sporen das Sediment im Königshafen enthalten kann. Ferner wurde dargelegt, daß die Auskeimung von Sporen stark von der Korngröße des Sedimentes abhängig ist (siehe dazu Kapitel 6.1.6). Desweiteren stellt

sich in diesem Zusammenhang die Frage, wie bedeutend der Anteil des Sedimentes als Substrat für die Entwicklung der *Enteromorpha*-Bestände im Sommer ist? Gibt es Unterschiede in den Abundanzen der Keimlinge zwischen den einzelnen Stationen in Abhängigkeit der Sedimentzusammensetzung?

Sowohl im Möwenberg- als auch im Gröning-Watt waren während der Sommermonate nur vereinzelt Sandkörner mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen (Tab. 21). Ein eindeutiger Jahresgang war nicht erkennbar, da lediglich von Mai bis Juli größere Mengen an Keimlingen gefunden wurden, deren Abundanzen jedoch zwischen den einzelnen Parallelproben sowie zwischen den aufeinanderfolgenden Monaten stark schwankten. Die Abundanzen von Keimlingen auf Sandkörnern waren zu keinem Untersuchungszeitpunkt höher als die Abundanzen von Keimlingen, die auf den Wattschnecken wuchsen (siehe Kapitel 6.2.1).

1992 / 93	Möwenberg-Watt	Gröning-Watt
	Anzahl bew. Sandkörner x 20 cm ² Oberfl. x 0,3 cm Tiefe	
März	2 ± 3	0 ± 0
April	2 ± 3	1 ± 1
Mai	6 ± 5	28 ± 15
Juni	44 ± 52	3 ± 1
Juli	1 ± 1	27 ± 19
Aug.	1 ± 1	-
Sept.	3 ± 3	-
Okt.	2 ± 2	0 ± 0
Nov.	1 ± 2	1 ± 1
Dez.	1 ± 1	0 ± 0
Jan.	1 ± 1	0 ± 0
Feb.	1 ± 1	0 ± 0
März	1 ± 1	0 ± 0
April	6 ± 4	0 ± 0

Tab. 21: Anzahl der mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsenen Sandkörner im Möwenberg- und Gröning-Watt. Zu zwei Zeitpunkten konnten im Gröning-Watt keine Proben genommen werden, da eine geschlossene Algenmatte die Sedimentoberfläche bedeckte. Die Original-Probennahmegröße betrug 13,2 cm², ist jedoch zur Vergleichbarkeit der Daten auf 20 cm² hochgerechnet worden.

In keiner der Sedimentproben aus der Tonnenleger-Bucht waren *Enteromorpha*-Keimlinge vorhanden. Eine Sedimentprobennahme ($n = 6$) im Mai in dem Wattgebiet bei Keitum enthielt ebenfalls keine *Enteromorpha*-Keimlinge. Damit unterschieden sich diese beiden Gebiete, die durch einen relativ hohen Ton-Schluff-Anteil charakterisiert sind (siehe Kapitel 2), von dem Möwenberg- und dem Gröning-Watt.

6.2.3 Von den Keimlingen zu den adulten Pflanzen

In den bisher vorgestellten Untersuchungen des Kapitels 6.2 wurde vornehmlich auf die Keimlinge eingegangen, während ihr Wachstum hin zu juvenilen oder adulten Pflanzen nur am Rande betrachtet wurde (Kapitel 6.2.1.5; siehe auch SCHORIES & REISE, 1993). Bilden sich aber wirklich in den Gebieten, in denen im Frühjahr Keimlinge vorhanden sind, in den nachfolgenden Monaten mehr oder weniger dichte Algen-Bestände aus? Ist die Präsenz der adulten Pflanzen auf das Auskeimen der in dem jeweiligen Gebiet vorhandenen Sporen zurückzuführen?

Drei Untersuchungen wurden zur Klärung dieser Fragen durchgeführt. Zum einen wurde im Frühjahr 1992 die Verbreitung von *Enteromorpha* spp.-Keimlingen im gesamten Königshafen kartiert und mit der Verteilung der adulten *Enteromorpha* spp.-Bestände des Frühjahrs und des Sommer verglichen, und zum anderen wurden an den drei Dauerstationen von April 1992 bis April 1993 sowohl *Enteromorpha* spp.-Keimlinge und adulte Pflanzen auf Art-Ebene bestimmt und ihre jeweilige Präsenz miteinander verglichen. Im Möwenberg-Watt und dem Gröning-Watt wurden zudem im März 1993 Sedimentproben auf ihren Gehalt an Bruchstücken von *Enteromorpha* spp. untersucht.

6.2.3.1 Verteilung von Keimlingen und adulten Pflanzen im Königshafen

Voruntersuchungen zeigten, daß die Gehäuse von *Hydrobia ulvae* das am häufigsten besiedelte Substrat von *Enteromorpha*-Keimlingen im Königshafen sind. Deswegen wurde am 22.04.1992 die Verteilung der Wattschnecken im Königshafen untersucht und ihr prozentualer Bewuchs mit *Enteromorpha* spp.-Keimlingen ermittelt. Desweiteren wurden an ausgewählten Stationen Sedimentproben genommen, und die Anzahl der Sandkörner, die mit Keimlingen bewachsen waren, wurde ausgezählt. Die Bedeckung der Wattflächen mit adulten *Enteromorpha* spp.-Thalli wurde sowohl Anfang bis Mitte April 1992 bestimmt als auch im Juli 1992.

Die Verteilung und Abundanzen der Wattschnecken

Das Vorkommen der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* beschränkte sich zum Untersuchungszeitpunkt (22.04.92) nur auf den oberen Wattbereich des Königshafens (Abb. 23). In einer Entfernung von mehr als 400 Metern vom Ufer waren keine Wattschnecken vorhanden. Im äußeren Bereich des Königshafens (vom inneren Bereich durch die Insel Uthörn getrennt) war die Tonnenleger-Bucht der einzige Ort, an dem Wattschnecken in hohen Abundanzen vorkamen. An der inneren Station der Tonnenleger-Bucht waren durchschnittlich 175 ± 85 Schnecken $\times 20 \text{ cm}^2$ Bodenoberfläche vorhanden, während an der äußeren Station lediglich 62 ± 8 Schnecken $\times 20 \text{ cm}^2$ vorkamen. Im übrigen Bereich des äußeren Königshafens lagen die Abundanzen der Wattschnecken fast bei Null.

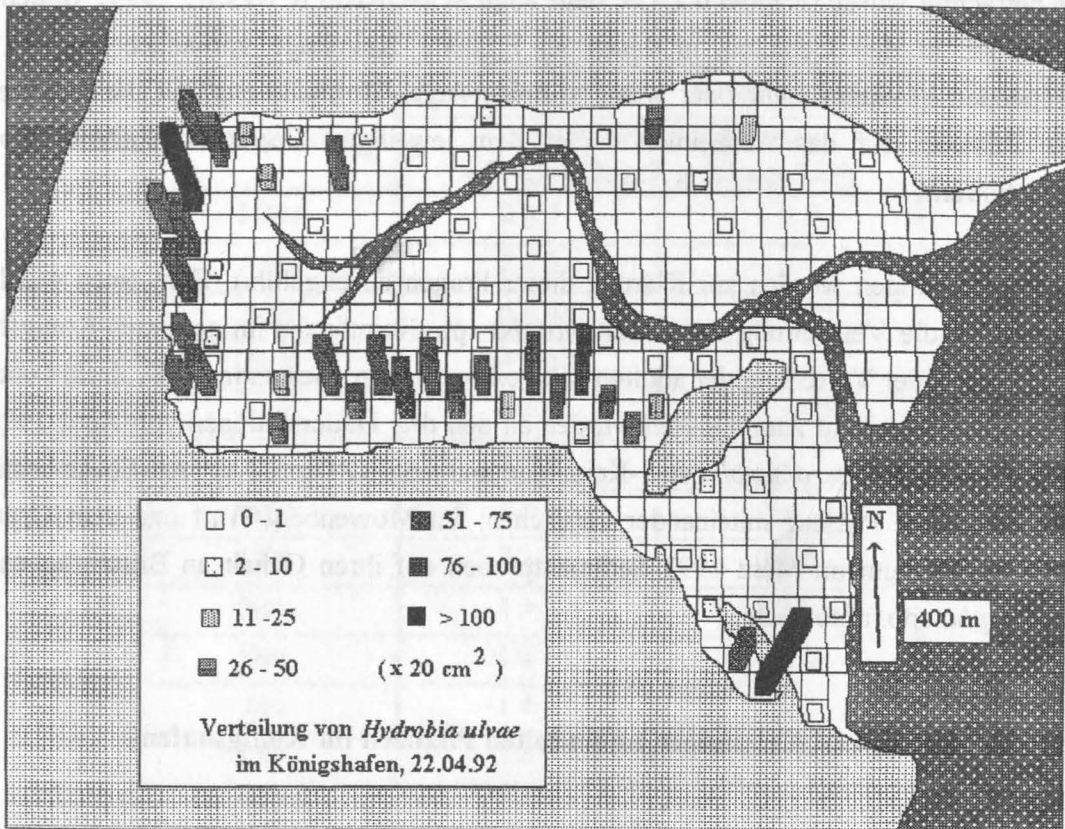


Abb. 23: Verteilung der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* im Königshafen (22.04.92). Angegeben sind die mittleren Abundanzen aus sechs Parallelproben (20 cm^2), die jeweils zufällig auf einer Fläche von einem Hektar genommen wurden. Die einzelnen Kästchen des Rasters, das über den Königshafen gelegt wurde, entsprechen der Größe eines Hektars.

Im inneren Königshafen (westlich der Insel Uthörn) waren sowohl im südlichen (Möwenberg-Watt) als auch westlichen Bereich (Gröning-Watt) relativ hohe Abundanzen von Wattschnecken vorhanden. Nördlich des Priels (Ostfeuer- und Westfeuer-Watt) waren die

Abundanzen der Schnecken jedoch sehr gering. An den ufernahen Stationen im Möwenberg-Watt waren zwischen 18 ± 6 und 85 ± 44 Schnecken $\times 20 \text{ cm}^{-2}$ vorhanden; im Gröning-Watt lagen die Abundanzen der Schnecken zwischen 29 ± 8 und 95 ± 15 Individuen $\times 20 \text{ cm}^{-2}$. Im gesamten Westfeuer-Watt waren dagegen nie mehr als 6 Wattschnecken $\times 20 \text{ cm}^{-2}$ vorhanden.

Prozentuale Verteilung der Keimlinge auf den Wattschnecken

Im Kapitel 6.2.1 wurde gezeigt, daß der Bewuchs von Wattschnecken mit *Enteromorpha* spp.-Keimlingen je nach Fragestellung unterschiedlich ausgewertet werden kann. Hier wurde der prozentuale Anteil der bewachsenen Wattschnecken an den einzelnen Stationen, als Maß für die relative Häufigkeit der Keimlinge in den jeweiligen Gebieten benutzt (Abb. 24). Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß dieser Ansatz nicht ganz unproblematisch ist, wenn Gebiete miteinander verglichen werden, in denen die Gehäuselängen der Schnecken nicht annähernd gleich verteilt ist. Im Frühjahr sind vorwiegend große Wattschnecken mit Keimlingen bewachsen (siehe Kapitel 6.2.1.4). Befinden sich in einem Gebiet vorwiegend kleine Wattschnecken, ist der Gesamtanteil der bewachsenen Schnecken geringer als in einem Gebiet, in dem nur große Schnecken vorkommen. (Angaben zu den Gehäuselängen der Wattschnecken in den jeweiligen Gebieten des Königshafens sind dem Kapitel 6.2.1.4 sowie dem Anhang (Seite XXVII) zu entnehmen.

An den beiden Stationen in der Tonnenleger-Bucht waren zahlreiche Schneckengehäuse mit *Enteromorpha* spp.-Keimlingen bewachsen. Der Anteil bewachsener Tiere lag jeweils über 40 Prozent ($42 \pm 11 \%$ an der inneren Station und $41 \pm 9 \%$ an der äußeren Station). Demgegenüber war der Bewuchs der Schnecken im Möwenberg-Watt wesentlich geringer. An allen Stationen bis auf vier waren deutlich weniger als 20 Prozent der Schnecken mit Keimlingen bewachsen. Lediglich an einer einzigen Stationen wiesen über 40 Prozent ($43 \pm 15 \%$) der Wattschnecken *Enteromorpha* spp.-Keimlinge auf. Im zentralen Bereich des Gröning-Wattes bot sich ein ähnliches Bild wie in der Tonnenleger-Bucht. Der Anteil der bewachsenen Wattschnecken schwankte dort zwischen $36 \pm 18 \%$ und $46 \pm 10 \%$. Im nördlichen Bereich dieses Wattgebietes lag der prozentuale Anteil der Wattschnecken, die mit *Enteromorpha* spp. bewachsen waren, niedriger. Sowohl im Westfeuer- als auch im Ostfeuer-Watt waren die wenigen dort vorhandenen Wattschnecken, nur vereinzelt mit Keimlingen bewachsen.

Schon 1991 bedeckten dichte *Enteromorpha* spp.-Matten die Sedimentoberfläche des Gröning-Wattes und der Tonnenleger-Bucht, während sich im Möwenberg-Watt nur geringe Algenbestände ausbildeten. Der übrige Teil des Königshafens blieb 1991 größtenteils ohne *Enteromorpha* spp.-Bewuchs. Damit stimmten die Gebiete, in denen sich im Sommer 1991

dichte *Enteromorpha*-Bestände ausgebildet hatten, mit denen überein, in jenen im Frühjahr 1992 der höchste prozentuale Anteil der Wattschnecken mit Keimlingen bewachsen war.

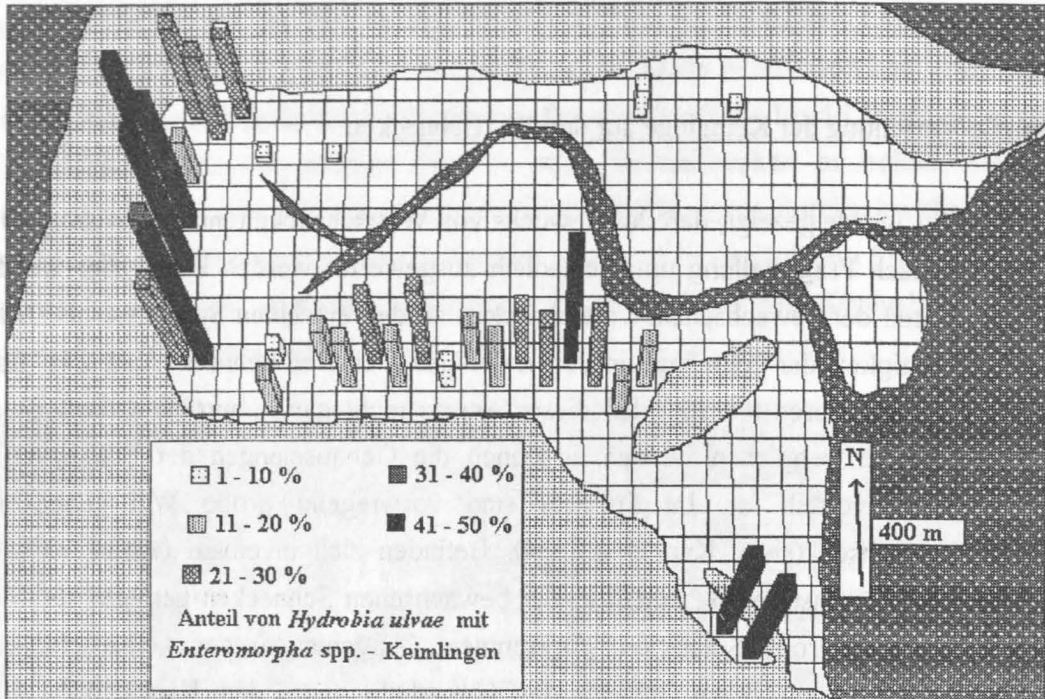


Abb. 24: Verteilung der prozentualen Anteile der Wattschnecken (*Hydrobia ulvae*) im Königshafen (22.04.92), deren Gehäuse mit *Enteromorpha* spp. bewachsen war. Angegeben sind die Mittelwerte aus jeweils sechs Parallelproben (20 cm²), die auf einer Fläche von einem Hektar genommen wurden. Die einzelnen Kästchen des Rasters, das über den Königshafen gelegt wurde, entsprechen der Größe eines Hektars.

Bewuchs von Sandkörnern mit Keimlingen

Die Anzahl bewachsener Sandkörner war in sämtlichen Sedimentproben gering. Zahlreiche Proben enthielten überhaupt keine Sandkörner, die mit *Enteromorpha* spp.- oder anderen Makroalgen-Keimlingen bewachsen waren (Abb.25). Von allen Proben, die im äußeren Bereich des Königshafens genommen wurden, enthielt lediglich eine einzige Probe ein einziges Sandkorn, auf dem sich ein Keimling entwickelte. Auch im inneren Bereich des Königshafen war die Entwicklung von *Enteromorpha* spp. auf Sandkörnern vergleichbar gering. Lediglich das Möwenberg-Watt bildete eine Ausnahme, obwohl auch dort die Abundanzen der bewachsenen Sandkörner minimal gering waren. Mit Ausnahme einer Probe waren in keiner Probe mehr als vier bewachsene Sandkörner vorhanden. Lediglich bei zwei der elf Stationen im Möwenberg-Watt war in allen Parallelproben zumindest ein Keimling enthalten. Im gesamten inneren Bereich des Möwenberg-Wattes (mehr als 400 Meter Entfernung vom Ufer) wurden keine *Enteromorpha* spp.-Keimlinge gefunden.

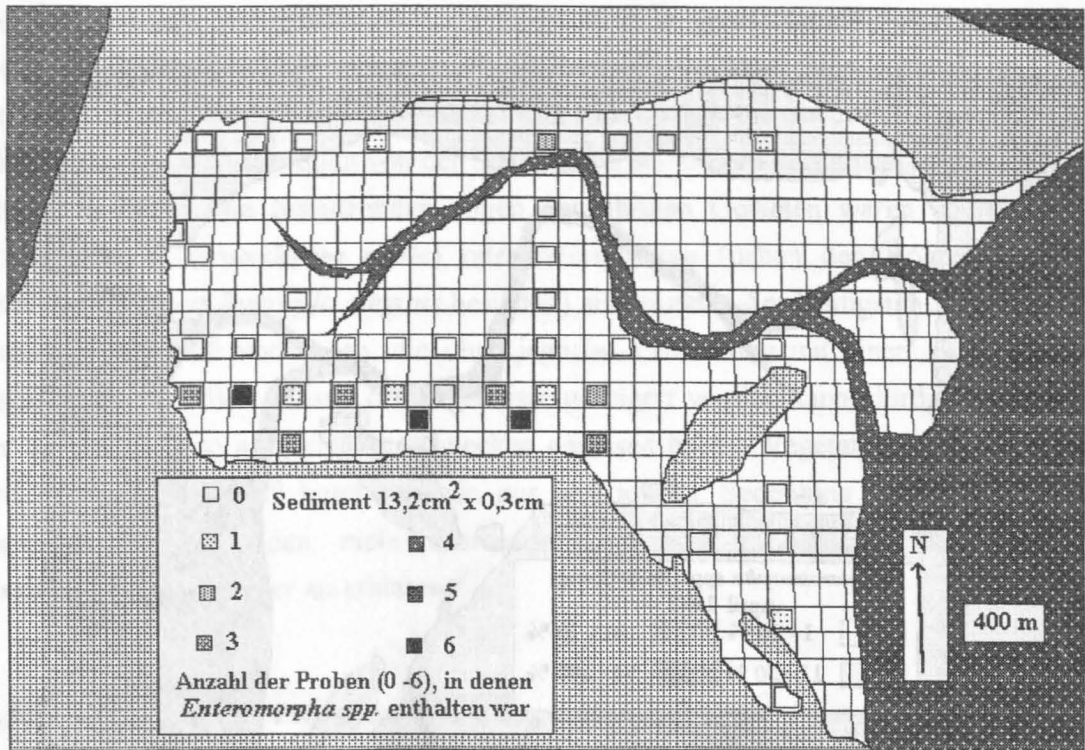


Abb. 25: Verteilung von *Enteromorpha* spp.-Keimlingen auf Sandkörnern im Königshafen (22.04.92). Aufgrund der geringen Abundanzen der bewachsenen Sandkörner ist nur die Anzahl der einzelnen Parallelproben ($n = 6$) angegeben, in denen überhaupt bewachsene Sandkörner vorhanden waren. Die einzelnen Kästchen des Rasters, das über die Wattflächen des Königshafen gelegt wurde, entsprechen der Größe eines Hektars. Probennahmegröße = $13,2\text{ cm}^2$ Sedimentoberfläche \times $0,3\text{ cm}$ Sedimenttiefe. Die Parallelproben wurden jeweils zufällig auf der Fläche eines Hektars genommen.

Die Verteilung der adulten Pflanzen in Relation zu dem Vorkommen der Keimlinge

Im April 1992 waren nur vereinzelt größere Mengen an *Enteromorpha* spp.-Thalli im Königshafen auf den Wattflächen vorhanden (Abb.26 oben). Diese waren im Winter 1991 / 1992 auf den Wattflächen lieengeblieben und überdauerten dort bis zum Frühjahr, wobei die Thalli teilweise tief im Sediment eingesandet waren. Sie kamen durchweg in den Gebieten vor, in denen sich bereits 1991 größere *Enteromorpha* spp.-Bestände ausgebildet hatten. Von April 1992 bis Juli 1992 breitete sich *Enteromorpha* spp. in zahlreichen Gebieten des Königshafens aus, unabhängig davon, ob dort im April überwinterte Thalli vorhanden waren oder nicht (Abb. 26 unten). Vergleicht man die *Enteromorpha* spp.-Bestände vom Juli 1992 mit der Verbreitung der Keimlinge auf den Wattschnecken (Abb. 24) und Sandkörnern (Abb. 25), fällt auf, daß in allen Gebieten, in denen im Frühjahr *Enteromorpha* spp.-Keimlinge vorhanden waren, im Sommer adulte Pflanzen vorkamen.

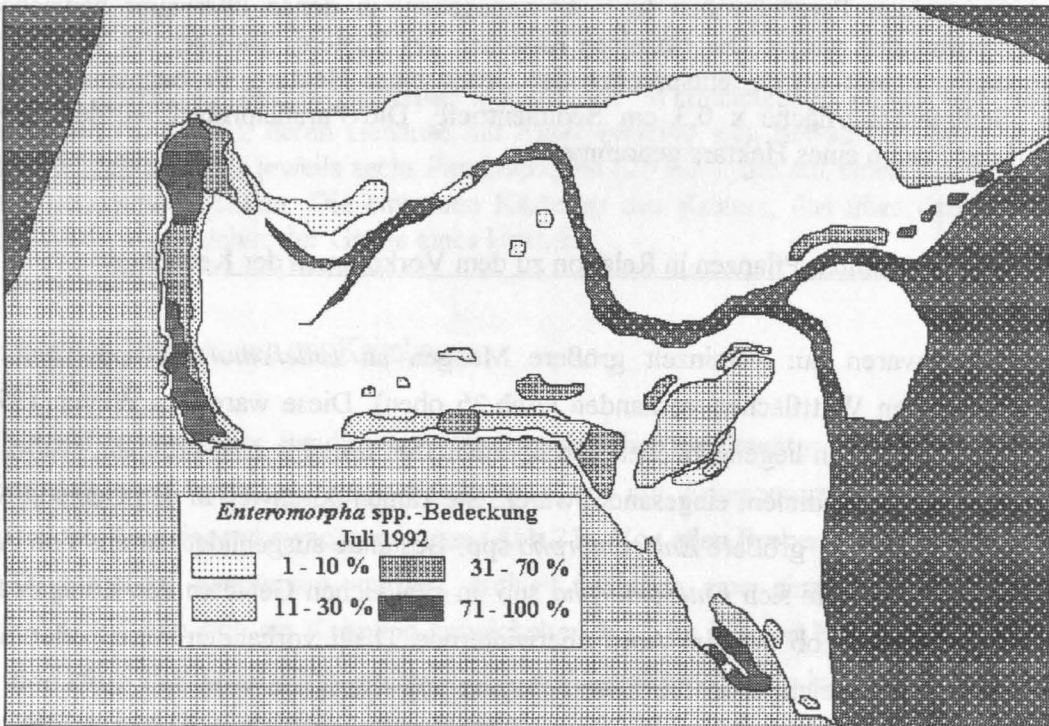
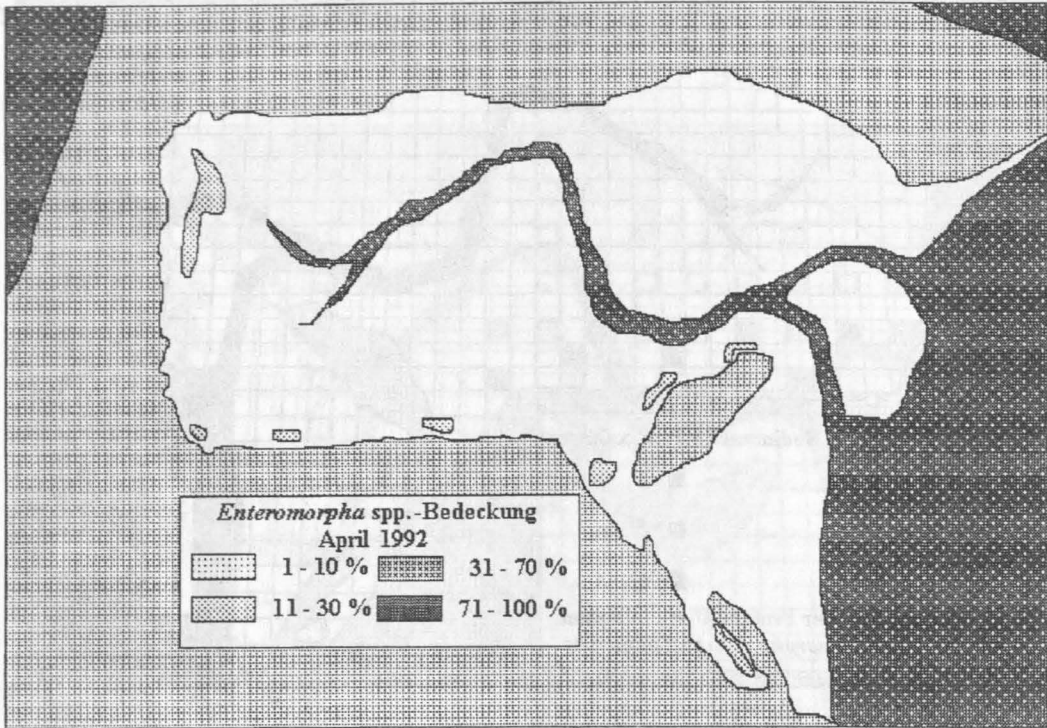


Abb. 26: Prozentuale *Enteromorpha* spp.-Bedeckung und Verbreitung auf den Wattflächen des Königshafens im April (oben) und im Juli 1992 (unten); zusammengestellt nach Begehungen des Gebietes und Auswertungen von Flugaufnahmen.

Enteromorpha spp. entwickelte sich allerdings auch in den Gebieten des Königshafens, in denen keine Wattschnecken vorkamen. Für die Entwicklung der dichten Bestände im Ostfeuer-Watt dienten im wesentlichen die Sandkronen des Bäumchenröhrenwurmes *Lanice conchilega* als Substrat. Algen, die nördlich von der Spitze der Insel Uthörn vorkamen, waren an gröberen Steinen verankert. Die festsitzenden Algen der übrigen Gebieten waren überwiegend auf Herzmuscheln (*Cerastoderma edule*) oder Wurmröhren (neben den Röhren von *Lanice* wurden Röhren von *Pygospio elegans* besiedelt) ausgekeimt. Am häufigsten waren jedoch die *Enteromorpha*-Thalli vorhanden, die ohne jegliche Verbindung mit einem Substrat auf den Wattflächen lagen. Wie anhand der Ergebnisse gefolgert werden kann, dürften diese während ihrer Keimungsphase auf den Wattschnecken gesessen haben. Vegetatives Wachstum der im April vorhandenen Thalli kann dagegen nur von lokaler Bedeutung gewesen sein, da die überwinterten Beständen nicht ausreichten, um die großflächige Verbreitung von *Enteromorpha* im Sommer zu erklären.

6.2.3.2 Jahreszeitliche Präsenz der einzelnen Arten; Fragmente im Sediment

Im Königshafen konnten im Zeitraum von 1990-1993 insgesamt 13 *Enteromorpha*-Arten eindeutig voneinander unterschieden werden (Tab. 22; siehe auch SCHORIES, 1991 und LOTZE, 1994). Im Zeitraum von April 1992 - April 1993 waren auf den untersuchten Flächen der drei Dauerstationen insgesamt acht Arten als Keimlinge oder adulte Pflanzen vertreten. Keimlinge und adulte Pflanzen vier weiterer Grünalgen-Gattungen wurden ebenfalls im Jahresgang aufgenommen, um die Bedeutung von Keimlingen auf die Entwicklung adulter Pflanzen genauer zu charakterisieren.

- Enteromorpha ahlneriana* Bliding
- **Enteromorpha clathrata* (Roth) Grev.
- **Enteromorpha compressa* (L.) Grev.
- **Enteromorpha flexuosa* (Wulfen ex Roth) Pignatti
- Enteromorpha intestinalis* (L.) Link
- Enteromorpha linza* (L.) J. Ag.
- Enteromorpha linziformis* Bliding
- Enteromorpha pilifera* Kützinger
- **Enteromorpha prolifera* (O. F. Müller) J. G. Ag.
- **Enteromorpha radiata* J. G. Ag.
- **Enteromorpha ralfsii* Harvey
- **Enteromorpha simplex* (Vinogradova) Koeman
- **Enteromorpha torta* (Mert. in Jürgens) Reinb.

Tab. 22: Artenspektrum von *Enteromorpha* im Königshafen (1990-1993). Arten die mit dem Symbol "*" gekennzeichnet worden sind, wurden zumindest einmal im Zeitraum April 1992- April 1993 als Keimling oder adulte Pflanze an den drei Dauerstationen gefunden.

Ausgehend von der Biomasse waren im wesentlichen drei *Enteromorpha*-Arten an der Ausbildung der sommerlichen Algenbestände in den drei Gebieten beteiligt. Dabei handelte es sich um *E. flexuosa*, *E. prolifera* und *E. radiata* (Tab.23). Keimlinge und adulte Pflanzen waren gelegentlich auch *E. clathrata* und *E. torta* in größerer Menge vertreten. Die übrigen drei *Enteromorpha*-Arten kamen nur vereinzelt und mit wenigen Exemplaren an einer oder mehrerer der Dauerstationen vor. In anderen Gebieten des Königshafens konnten sie jedoch sehr häufig sein und den größten Teil der pflanzlichen Biomasse ausmachen. So prägte *Enteromorpha ralfsii* im Spätsommer 1992 das Erscheinungsbild der Wattflächen im Ostfeuer-Watt, wo die Alge sowohl in hoher Anzahl als auch Biomasse auf den Sandkronen des Bäumchenröhrenwurmes *Lanice conchilega* vorkam.

An den drei Stationen stimmte die sommerliche Präsenz adulter Pflanzen von *Enteromorpha prolifera* und *E. radiata* sehr gut mit der Präsenz ihrer Keimlinge überein, obwohl bei letzteren nicht immer eindeutig zwischen den beiden Arten unterschieden werden konnte, so daß sie zusammengefaßt wurden. Auch die Ausbildung dichter *E. flexuosa*-Bestände in der Tonnenleger-Bucht ließ sich im Frühsommer gut auf die zeitgleiche Präsenz von Keimlingen beziehen. Übereinstimmungen zwischen dem Vorkommen von Keimlingen und Adulten traten auch bei anderen *Enteromorpha*-Arten auf. Allerdings wurden in vielen Gebieten auch nur *Enteromorpha* spp.-Keimlinge gefunden ohne entsprechenden adulten Pflanzen dazu. Die möglichen Gründe dafür sind Gegenstand der Diskussion, aber es sei an dieser Stelle erwähnt, daß in einem Labor-Experiment gezeigt werden konnte, daß Keimlinge von *Enteromorpha* über acht Monate bei 0°C dunkel gestellt werden konnten, ohne einzugehen. Umgekehrt trat jedoch auch der Fall auf, daß adulte Pflanzen in einem Gebiet vorhanden waren, aber keine Keimlinge gefunden wurden.

Mit Ausnahme von *Monostroma grevillei* ließ sich bei den anderen Algen-Gattungen die Präsenz von Keimlingen und adulten Pflanzen nicht in Einklang miteinander bringen. Keimlinge von *Chaetomorpha sutoria* wurden im gesamten Königshafen nicht gefunden, so daß ich davon ausgehe, daß sich diese Art im Gebiet nur vegetativ verbreitet und den Winter eingesandet im Sediment überdauert, zumal auch keine Anbindung der Algen an ein Substrat festgestellt werden konnte. Die adulten Pflanzen von *Ulva* spp. sind dagegen nach stärkeren Winden in die entsprechenden Gebiete eingedrftet worden und haben sich dann vegetativ vermehrt. Keimlinge waren nur vereinzelt zu finden. Vergleichbares gilt auch für die Gattung *Cladophora*, von der zwar häufiger im Jahr Keimlinge auf den Wattschnecken vorhanden waren, jedoch nur in geringer Abundanz (siehe Kapitel 6.2.1.7).

1992 - 93		April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sep.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	März	April
<i>E. clathrata</i>	Keiml.		GT	MGT	MGT	MGT	MG		MGT				M	
	Adulte	G	G	MGT		M								
<i>E. compressa</i>	Keiml.					M								
	Adulte						T							
<i>E. flexuosa</i>	Keiml.			GT	T	MT	G		GT	M		M	MT	GT
	Adulte		T	G	MGT	MGT	GT	GT	T	T	T	T	T	G
<i>E. prolifera</i> *	Keiml.		MGT	MGT	MGT	MGT	M	MG	MT	MGT		MG	MG	T
	Adulte	GT	MT	MGT	MG	MGT	MGT	MT	GT	GT	GT		GT	GT
<i>E. radiata</i> *	Keiml.													
	Adulte	T	G	GT	M	G		M	T	GT	GT		GT	GT
<i>E. ralfsii</i>	Keiml.													
	Adulte						M	G					T	
<i>E. simplex</i>	Keiml.		T		M	T		G	M			M		
	Adulte													
<i>E. torta</i>	Keiml.		M	M	M	M	M		M			M		
	Adulte		MT	MT	M		G	G		T				
<i>Chaetomorpha sutoria</i>	Keiml.													
	Adulte	GT	MGT		M	GT	MGT	GT	G	G	G	G	GT	
<i>Cladophora</i> spp.	Keiml.		MG	MGT	MGT	G	MG	MG	G	MG			M	G
	Adulte	G	GT		GT	GT	MGT	GT	GT	GT	GT		G	G
<i>Monostroma grevillei</i>	Keiml.	T	T	T										
	Adulte	GT	MG									M		
<i>Ulva</i> spp.	Keiml.			MG	T	M				M				
	Adulte			T	GT	GT	GT	MGT	GT	GT	GT		T	

Tab. 23: Jahreszeitliche Präsenz von *Enteromorpha* spp.-Keimlingen und adulten Pflanzen sowie weiterer Grünalgen an den drei Dauerstationen im Königshafen. Zeitraum: April 1992 - April 1993. *Keimlinge von *Enteromorpha prolifera* und *E. radiata* wurden nicht voneinander unterschieden. M = Möwenberg-Watt; G = Gröning-Watt; T = Tonnenleger-Bucht.

Im März 1993 waren im Sediment des Gröning-Wattes sehr viele Fragmente von *Cladophora* spp. und *Enteromorpha* enthalten, die sich im Labor zu großen Pflanzen heranzüchten ließen (Tab. 24). Dagegen enthielt das Sediment des Möwenberg-Watte kaum Fragmente dieser beiden Algen-Gattungen.

Parallele (6,6 cm ²)	Möwenberg-Watt		Gröning-Watt	
	<i>Enteromorpha</i>	<i>Cladophora</i>	<i>Enteromorpha</i>	<i>Cladophora</i>
1	16	0	5	11
2	0	0	3	3602
3	0	0	112	3163
4	1	0	3	9
5	0	0	331	0
6	0	0	214	2974
Mittelwert \pm 1SD	3 \pm 6	0 \pm 0	111 \pm 137	1626 \pm 1786

Tab. 24: Präsenz von *Enteromorpha*- und *Cladophora* spp.-Bruchstücken im Sediment des Möwenberg- und Gröning-Wattes. Datum: 15.03.93. Probennahmegröße: 6,6 cm² Bodenoberfläche x 5 cm Einstichtiefe.

6.3 Adulte Pflanzen

Im vorangehenden Ergebnisteil wurde schwerpunktmäßig die zeitliche Präsenz und Verbreitung von *Enteromorpha*-Sporen (Kapitel 6.1) und -Keimlingen (Kapitel 6.2) im Königshafen dargelegt. Nur am Rande wurde dabei die Präsenz der adulten Pflanzen behandelt (siehe Kapitel 6.2.3.1 und Kapitel 6.2.3.2). Dieser dritte und letzte Abschnitt des Ergebnisteiles beschäftigt sich mit zwei Themen-Komplexen; zum einen mit der Bedeutung einer möglichen Beweidung der Algen durch die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* und zum anderen mit der Biomasse und der Produktion der Algen.

Die Bedeutung der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* als Keimungssubstrat für *Enteromorpha*-Sporen ist in den vorherigen Kapiteln ausführlich behandelt worden, so daß sich die Frage aufdrängt, ob sich für die Schnecken möglicherweise ein Vorteil daraus ergibt. Kann *Hydrobia ulvae* *Enteromorpha*-Thalli fressen und falls ja, wie stark wird die Biomasse der Algen dadurch verringert?

Die Untersuchungen zur Biomasse und Produktion von *Enteromorpha* spp. im Königshafen behandelten folgende Fragen: Zu welcher Biomasse führte die Entwicklung von Sporen, Keimlingen und Fragmenten sowie driftenden Algen an den drei Dauerstationen und im gesamten Königshafen? Haben sich die Bestände 1992 und 1993 gleich stark entwickelt? Wie produktiv sind die *Enteromorpha* spp.-Bestände 1992 im Königshafen gewesen? Welche Bedeutung haben Grünalgen anderer Gattungen im Königshafen?

6.3.1 Die potentielle Beweidung der adulten Pflanzen durch Wattschnecken

Die Effektivität einer potentiellen Beweidung durch Wattschnecken an *Enteromorpha*-Thalli wurde im Labor bei sechs unterschiedlichen Schnecken-Dichten (n=8) im Vergleich zu einer Referenz (n=8) untersucht. Die Petrischalen enthielten 10, 25 oder 50 juvenile beziehungsweise 10, 25 oder 50 adulte Wattschnecken oder keine Wattschnecken (Referenz) und jeweils ungefähr die gleiche Menge an *Enteromorpha*-Fragmenten (0,110 - 0,140 g Feuchtgewicht). Nach zwölf Tagen wurde die Gewichtsveränderung der Algen gemessen. Die Prüfung auf signifikante Unterschiede in der Gewichtszunahme der Algen erfolgte mit Hilfe einer einfachen ANOVA mit festen Faktoren²¹.

²¹ Statistik-Anhang: Seite XVIII; 19.Unters.

Es wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Parallelen und der Kontrolle festgestellt (Tab.25). Die Wattschnecken fressen keine *Enteromorpha*-Fragmente.

einfache ANOVA, Modell: fixed

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Abundanz der Schnecken	6	0,582	48	0,639	1,505	0,197

Tab. 25: Varianzanalytische Prüfung signifikanter Unterschiede im Wegfraß von *Enteromorpha* durch die Wattschnecke *Hydrobia ulvae*.

6.3.2 Biomasse und Produktion

6.3.2.1 Die Biomasse an den drei Dauerstationen

An den drei Stationen entwickelten sich in den Jahren 1992 und 1993 unterschiedlich dichte *Enteromorpha*-Bestände. Waren 1992 noch geschlossene Algenmatten in der Tonnenleger-Bucht und dem Gröning-Watt vorhanden, kam es 1993 im Gröning-Watt zu keiner Ausbildung von geschlossenen Algenmatten. In der Tonnenleger-Bucht entwickelten sich 1993 dagegen genauso dichte Bestände wie 1992. An der Station im Möwenberg-Watt war das Vorkommen von Grünalgen im Gegensatz zu den beiden anderen Gebieten schon 1992 auf wenige umherdriftende Algenbüschel beschränkt, solche waren 1993 dort nicht vorhanden. (Abb. 27). Die Unterschiede in der maximalen Präsenz von *Enteromorpha* waren für das Möwenberg-Watt ($p < 0,01$) und das Gröning-Watt ($p < 0,05$) signifikant, für die Tonnenleger-Bucht hingegen nicht ²² (U-Test nach MANN-WHITNEY). In der Tonnenleger-Bucht entwickelten sich in beiden Untersuchungsjahren neben *Enteromorpha* jeweils zum Spätsommer hin große Mengen an *Ulva* spp.. Diese Alge wurde in beiden Jahren zunächst in das Gebiet hineingedriftet und entwickelte sich dann dort weiter.

²² Statistik-Anhang: Seite XVIII; 20.Unters.

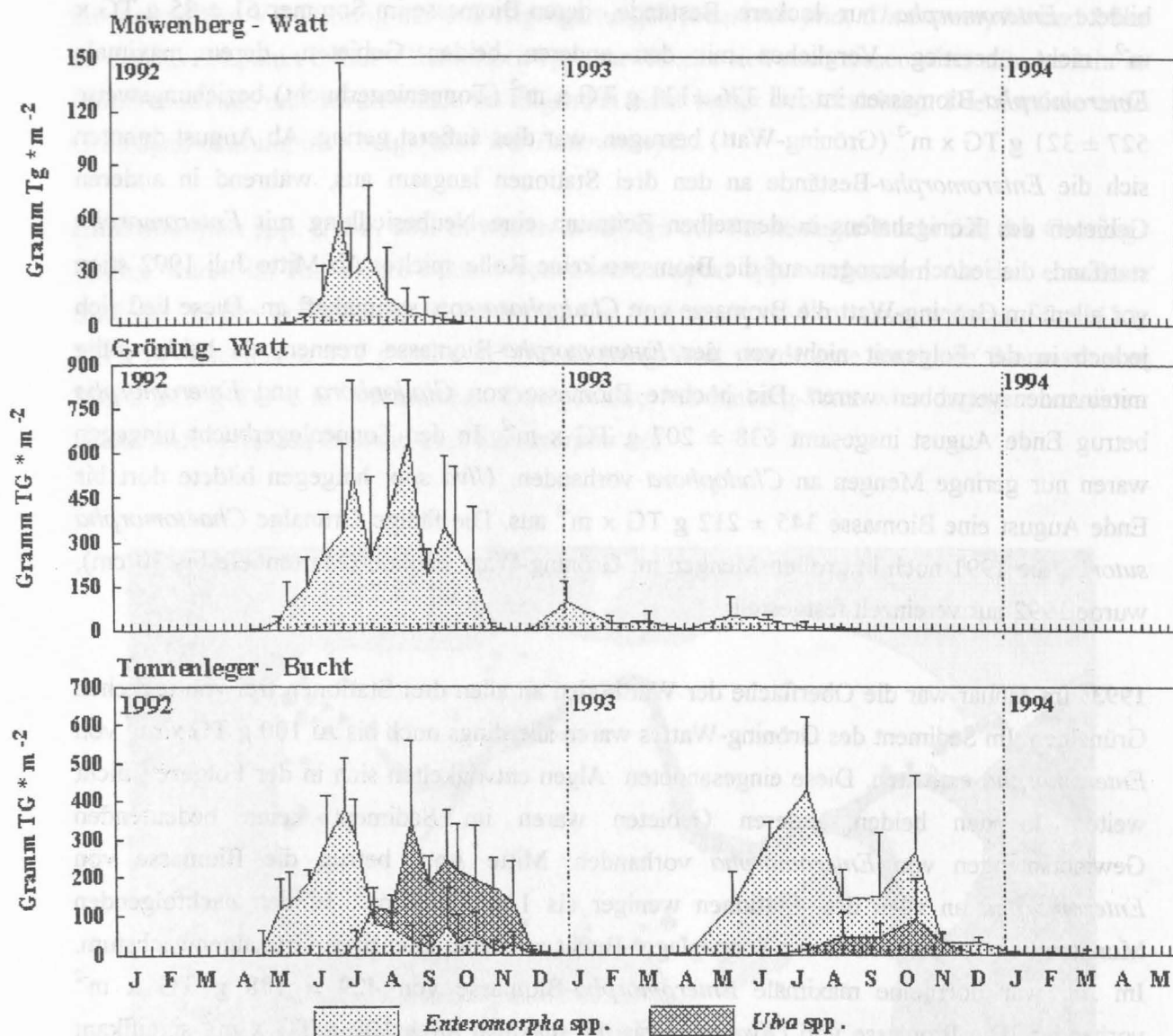


Abb. 27: Biomasse-Entwicklung von *Enteromorpha* und *Ulva* spp. an den drei Dauerstationen im Königshafen (Angaben in g TG x m⁻²). Zeitraum: April 1992 - Mai 1994. (n = 6; Mittelwert + 1 SD).

Die Entwicklung der Algenbestände

1992: Sowohl in der Tonnenlegerbucht als auch im Gröning-Watt bildeten sich ab Mitte April innerhalb eines Monats dichte *Enteromorpha*-Matten aus. Im Möwenberg-Watt hingegen bildete *Enteromorpha* nur lockere Bestände, deren Biomasse im Sommer $61 \pm 85 \text{ g TG x m}^{-2}$ nicht überstieg. Verglichen mit den anderen beiden Gebieten, deren maximale *Enteromorpha*-Biomassen im Juli $376 \pm 131 \text{ g TG x m}^{-2}$ (Tonnenlegerbucht) beziehungsweise $527 \pm 321 \text{ g TG x m}^{-2}$ (Gröning-Watt) betrugen, war dies äußerst gering. Ab August dünnten sich die *Enteromorpha*-Bestände an den drei Stationen langsam aus, während in anderen Gebieten des Königshafens in demselben Zeitraum eine Neubesiedlung mit *Enteromorpha* stattfand, die jedoch bezogen auf die Biomasse keine Rolle spielte. Ab Mitte Juli 1992 stieg vor allem im Gröning-Watt die Biomasse von *Cladophora* spp. sprunghaft an. Diese ließ sich jedoch in der Folgezeit nicht von der *Enteromorpha*-Biomasse trennen, da beide völlig miteinander verwoben waren. Die höchste Biomasse von *Cladophora* und *Enteromorpha* betrug Ende August insgesamt $638 \pm 207 \text{ g TG x m}^{-2}$. In der Tonnenlegerbucht hingegen waren nur geringe Mengen an *Cladophora* vorhanden. *Ulva* spp. hingegen bildete dort bis Ende August eine Biomasse $345 \pm 212 \text{ g TG x m}^{-2}$ aus. Die fädige Grünalge *Chaetomorpha sutoria*, die 1991 noch in großen Mengen im Gröning-Watt vorkam (Mattentiefe bis 30 cm), wurde 1992 nur vereinzelt festgestellt.

1993: Im Januar war die Oberfläche der Wattböden an allen drei Stationen frei von jeglichen Grünalgen. Im Sediment des Gröning-Wattes waren allerdings noch bis zu $100 \text{ g TG x m}^{-2}$ von *Enteromorpha* enthalten. Diese eingesandeten Algen entwickelten sich in der Folgezeit nicht weiter. In den beiden anderen Gebieten waren im Sediment keine bedeutenden Gewichtsmengen von *Enteromorpha* vorhanden. Mitte April betrug die Biomasse von *Enteromorpha* an allen drei Stationen weniger als 1 g TG x m^{-2} . In den nachfolgenden Monaten kam es lediglich in der Tonnenleger-Bucht zu einem intensiven Grünalgenwachstum. Im Juli war dort eine maximale *Enteromorpha*-Biomasse von $429 \pm 188 \text{ g TG x m}^{-2}$ vorhanden. Die Biomasse von *Ulva* spp. war mit maximal $88 \pm 109 \text{ g TG x m}^{-2}$ signifikant niedriger als im Vorjahr²³ (U-Test nach MANN & WHITNEY). Im Möwenberg-Watt betrug die *Enteromorpha*-Biomasse maximal $0,1 \text{ g TG x m}^{-2}$. Im Gröning-Watt entwickelte sich *Enteromorpha* nur fleckenhaft. Bereits Mitte Mai war dort mit $46 \pm 60 \text{ g TG x m}^{-2}$ die höchste Biomasse vorhanden. *Chaetomorpha sutoria*, *Cladophora* spp. und *Ulva* lagen mit ihrer Biomasse sowohl im Möwenberg-Watt als auch im Gröning-Watt stets unter einem Gramm pro Quadratmeter.

²³ Statistik-Anhang: Seite XVIII; 21. Unters.

6.3.2.2 Grünalgen-Biomasse und Verbreitung im Königshafen

Parallel zu der im Juli 1992 durchgeführten *Enteromorpha* spp.-Kartierung wurden an 66 Stationen im Königshafen quantitative Grünalgenproben ($n = 3-6$) genommen und die mengenmäßige Verbreitung der drei Algengattungen *Enteromorpha*, *Chaetomorpha* und *Ulva* zu diesem Zeitpunkt erfaßt. *Cladophora* spp. entwickelte sich nach diesem Zeitraum im Jahr in größerer Menge und wird deshalb im folgenden nicht weiter berücksichtigt. Die dominierende Grünalgen-Gattung im Königshafen war *Enteromorpha*.

***Enteromorpha* spp. (Abb. 28):** In weiten Bereichen der Tonnenleger-Bucht und des Gröning-Wattes waren im Juli dichte Matten von *Enteromorpha* spp. vorhanden. An den einzelnen Stationen in der Tonnenleger-Bucht betrug die *Enteromorpha*-Biomasse zwischen 92 ± 45 g TG \times m⁻² und 854 ± 597 g TG \times m⁻². Im Gröning-Watt wurde eine maximale Biomasse von 358 ± 215 g TG \times m⁻² verzeichnet. Das gesamte Möwenberg-Watt wies dagegen nur einen fleckenhaft verteilten Bestand an *Enteromorpha* auf.

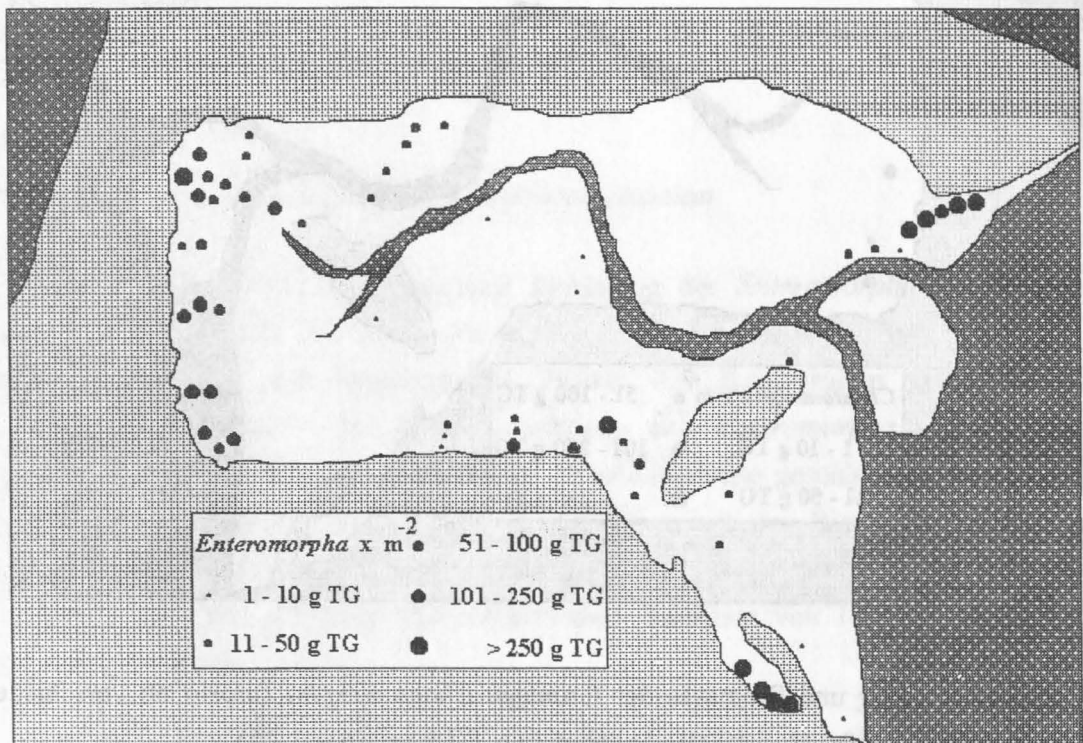


Abb. 28: Verbreitung und Biomasse von *Enteromorpha* spp. an verschiedenen Stationen im Königshafen (Juli 1992). Angaben in g TG \times m⁻² ($n = 3 - 6$).

Dort, wo im Königshafen Röhren des Bäumchenröhrenwurmes *Lanice conchilega* aus dem Sediment hervorragten, waren diese größtenteils mit *Enteromorpha* spp. oder Diatomeen bewachsen. Dies war im Ostfeuer-Watt besonders auffällig, wo die fast ausschließlich von

Enteromorpha ralfsii gebildeten Algenmatten eine durchschnittliche Biomasse von 358 ± 215 g TG m^{-2} ausbildeten. *Lanice*-Röhren waren ebenfalls in den prielnahen Gebieten des Möwenberg-Wattes mit *Enteromorpha* spp. überwachsen, fielen dort jedoch von der Biomasse her nicht ins Gewicht. Die in verschiedenen Bereichen des Königshafens vorkommenden Miesmuschelbänke wurden fast nie direkt von *Enteromorpha*-Arten besiedelt, treibende Exemplare wurden jedoch sekundär von den Muscheln festgesponnen. Die Besiedlung der Herzmuschel *Cerastoderma edule* mit *Enteromorpha* spp. war im gesamten Königshafen gering.

***Chaetomorpha sutoria* (Abb. 29):** Lediglich im Gröning-Watt bildeten sich einzelne Bestände von *Chaetomorpha sutoria* aus. Ihre Biomasse betrug maximal 178 ± 122 g TG x m^{-2} . In allen übrigen Gebieten wurden nur vereinzelt Exemplare gefunden, die bezüglich ihrer Biomasse bedeutungslos blieben (< 1 g TG x m^{-2}).

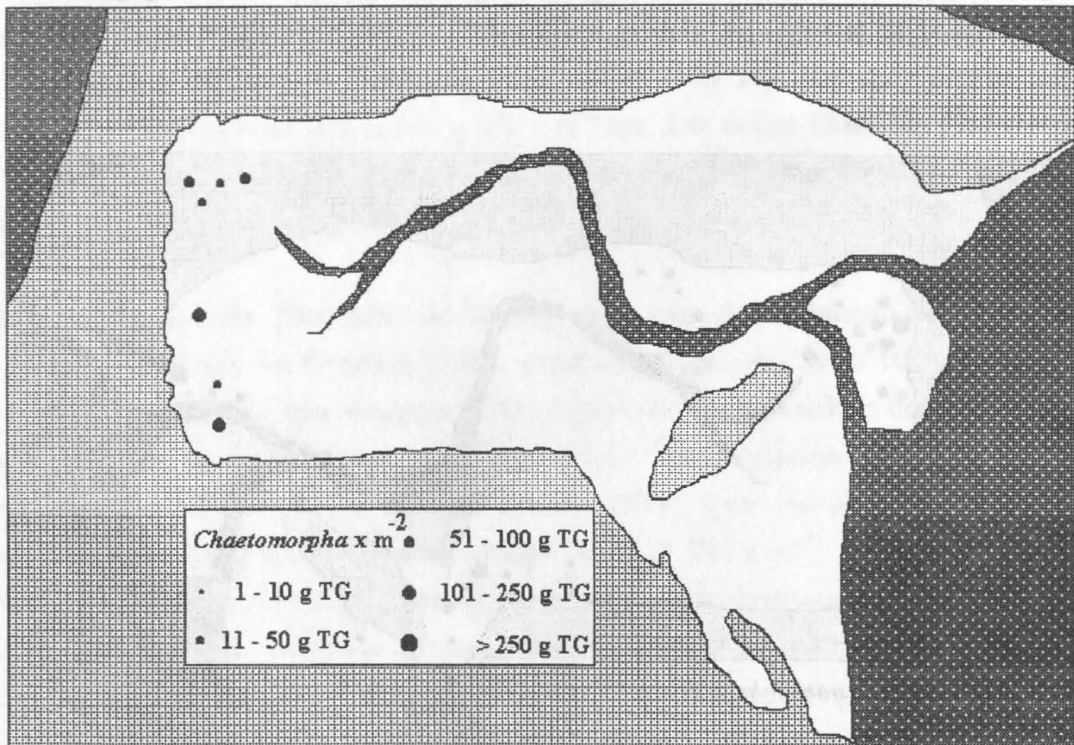


Abb. 29: Verbreitung und Biomasse der Grünalge *Chaetomorpha sutoria* an verschiedenen Stationen im Königshafen (Juli 1992). Angaben in g TG x m^{-2} ($n = 3 - 6$).

***Ulva* spp. (Abb. 30):** Zum Zeitpunkt der Kartierung befanden sich erst relativ geringe Mengen an *Ulva* spp. auf den Wattflächen des Königshafens. Ihre hauptsächliche Entwicklung hatten diese Algen erst in den nachfolgenden Wochen, in denen sich hauptsächlich in der Tonnenleger-Bucht flächendeckende Bestände ausbildeten (siehe auch Kapitel 6.3.2.1).

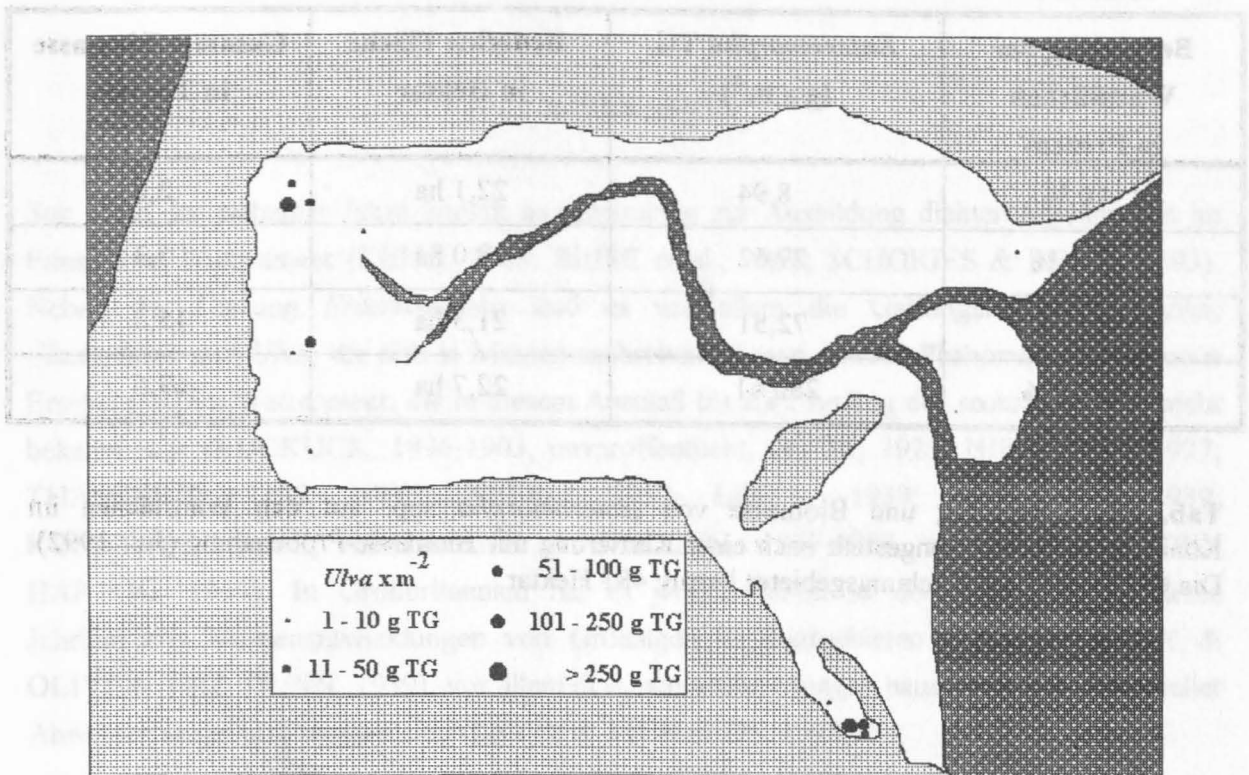


Abb. 30: Verbreitung und Biomasse von *Ulva* spp. an verschiedenen Stationen im Königshafen (Juli 1992). Angaben in g TG x m⁻² (n = 3 - 6).

6.3.2.3 Gesamt-Biomasse und Netto-Primärproduktion

Parallel zur im Juli 1992 durchgeführten Kartierung der *Enteromorpha* spp.-Bestände im Königshafen (siehe Abb. 26) wurde die Biomasse von *Enteromorpha* spp. x m⁻² im Gebiet berechnet (Tab.26). Auf insgesamt 84 Hektar des Königshafens (Gesamtgröße der berücksichtigten Fläche = 481 Hektar) befanden sich *Enteromorpha* spp.-Thalli. Davon bildeten sich auf 23 Hektar dichte Bestände beziehungsweise geschlossene Matten aus. Aus dem Bedeckungsgrad des Wattbodens mit den Algen und den Biomasse-Werten (Abb.28) wurde für den Königshafen ein totales *Enteromorpha* spp.-Trockengewicht von 86 Tonnen berechnet. Dies entspricht einer durchschnittlichen Biomasse von 18 g TG x m⁻² für den gesamten Königshafen.

Die Netto-Primärproduktion für *Enteromorpha* spp. wurde analog einer von SHELLEM & JOSSELYN (1982) angewandten Methode aus den Biomasse-Werten kalkuliert. Dies war möglich, da die Kartierung und Biomasse-Beprobung zum Höhepunkt der *Enteromorpha* spp.-Entwicklung durchgeführt wurde. Bei einer durchschnittlichen Vegetationszeit von 90 Tagen (Abb.27), einer Biomasse von 18 g TG x m⁻² (siehe oben) und einer angenommenen Produktion von 47 mg C x g⁻¹ TG x Tag⁻¹ (KAUTSKY, 1982), ergab sich 1992 für den Königshafen eine Netto-Primärproduktion von 76 g C x m⁻² pro Jahr.

Bedeckung der Wattflächen in Prozent	<i>Enteromorpha</i> TG (g x m ⁻²)	Bedeckte Fläche in Hektar	Gesamte Biomasse in Tonnen
1 - 10 %	8,94	22,1 ha	2,0
11 - 30 %	29,62	18,0 ha	5,3
31 - 70 %	72,51	21,3 ha	15,5
71 - 100 %	280,61	22,7 ha	63,6

Tab. 26: Bedeckung und Biomasse von *Enteromorpha* spp. auf den Wattflächen im Königshafen, zusammengestellt nach einer Kartierung mit Biomasse-Probenahme (Juli 1992). Die Größe des Untersuchungsgebietes betrug 481 Hektar.

7 DISKUSSION

Seit Ende der siebziger Jahre kommt es regelmäßig zur Ausbildung dichter Algenmatten im Friesischen Wattenmeer (REISE, 1983; REISE et al., 1989; SCHORIES & REISE, 1993). Neben der Gattung *Enteromorpha* sind es vor allem die Gattungen *Chaetomorpha*, *Cladophora* und *Ulva*, die sich in Massen ausbreiten können. Dieses Phänomen ist eine neue Erscheinung im Wattenmeer, die in diesem Ausmaß bis zum Anfang der sechziger Jahre nicht bekannt war (KUCKUCK, 1896-1903, unveröffentlicht; GOOR, 1923; NIENBURG, 1927; THAMDRUP, 1935; WOHLBERG, 1937; LINKE, 1939; PETERSEN, 1939; KORNMAN, 1952; KORNMAN & SAHLING, 1947-1958, unveröffentlicht; DEN HARTOG, 1959). In Großbritannien hat es jedoch schon in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts Massenentwicklungen von Grünalgen in Wattgebieten gegeben (CAREY & OLIVER, 1918; DUNN, 1939), vor allem dort, wo große Mengen häuslicher und industrieller Abwässer eingeleitet worden sind (LETTIS & RICHARDS, 1911).

Bei den Grünalgen können unterschiedliche Vermehrungsstrategien zu einer Massenentwicklung führen. Asexuelle oder sexuelle Fortpflanzung sind keine Voraussetzung für die Ausbildung der Bestände. Vegetative Vermehrung und Fragmentation können genügen, um langfristig in einem Gebiet dichte Algenmatten auszubilden (DODDS & GUDDER, 1992). Bei der Gattung *Enteromorpha* ist sowohl die vegetative als auch die sexuelle Vermehrung verbreitet. Wie die Untersuchungen dieser Arbeit zeigten, ist die Bildung von *Enteromorpha*-Matten nicht zwangsläufig mit der Anzahl keimungsfähiger Sporen gekoppelt. Auf die Wattsedimente des Königshafens fielen 1993 teilweise mehrere Milliarden Sporen m^{-2} (Kapitel 6.1.1). Schon innerhalb weniger Stunden konnte die Abundanz der zu Boden gesunkenen Sporen 30×10^6 auskeimfähige Sporen m^{-2} betragen (Kapitel 6.1.2). Viel geringer war dagegen die tatsächliche Präsenz von Keimlingen auf den Wattflächen (Kapitel 6.2.1.3.3). Lediglich wenige zehntausend Keimlinge m^{-2} waren im Frühjahr 1992 und 1993 auf den Wattsedimenten vorhanden. 1992 bildeten diese allein oder gemeinsam mit überwinternden adulten Thalli innerhalb kurzer Zeit dichte *Enteromorpha*-Matten aus. 1993 kam es im Königshafen dagegen nur in einem der drei Untersuchungsgebiete zu einer größeren Entwicklung von *Enteromorpha* (Kapitel 6.3.2.1). Somit stellt sich die Frage, wodurch derart große Unterschiede entstehen. Ein wesentliches Ziel dieser Arbeit war, zum Verständnis der Prozesse beizutragen, die für diese Unterschiede verantwortlich sind, da dies eine wesentliche Voraussetzung ist, um kurz- und langzeitige Veränderungen zufriedenstellend erklären zu können.

Der gedankliche Hintergrund dafür ist, daß auf jedes Stadium von *Enteromorpha*, ob Spore, Keimling oder adulte Pflanze, unterschiedliche Entwicklungseinflüsse wirken, die von einzelnen oder einer Kombination mehrerer abiotischer oder biotischer Faktoren abhängen. Diese können

für das eine Stadium wachstumsfördernd, für das andere jedoch entwicklungshemmend sein. Bezüglich der Präsenz und der Entwicklungsmöglichkeiten der verschiedenen *Enteromorpha*-Stadien sind im Wattenmeer insgesamt fünf Kombinationen zwischen Sporen, Keimlingen und adulten Pflanzen verwirklicht (Abb.31).

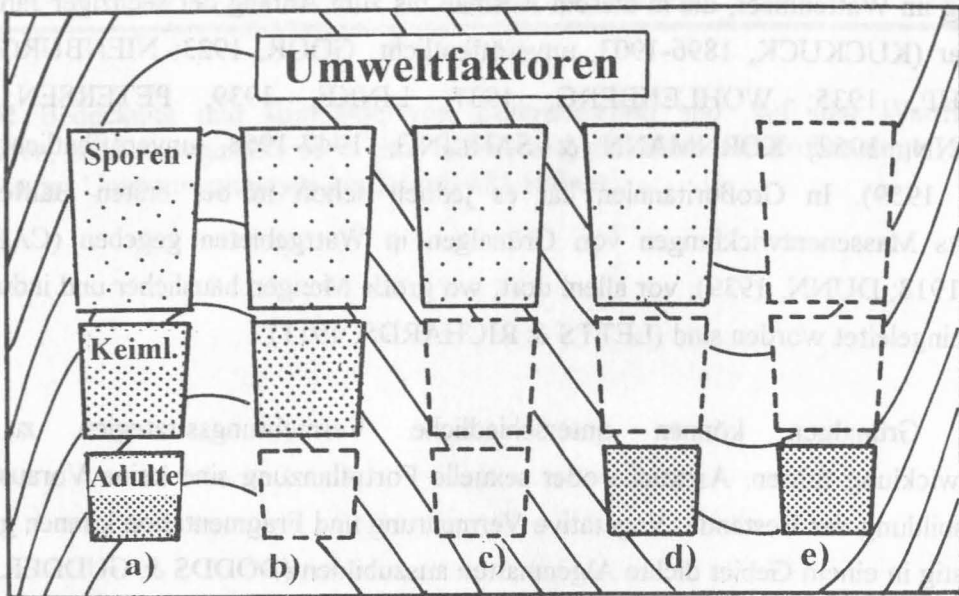


Abb 31: Die fünf möglichen Kombinationen in der Präsenz von Entwicklungsstadien (Sporen, Keimlinge, adulte Pflanzen) der Grünalge *Enteromorpha* im Wattenmeer. Jede Kombination ist Folge bestimmter Umweltfaktoren, dargestellt durch die Kurvenverläufe im Hintergrund der Abbildung, die auch asynchron verlaufen können. Die abnehmende Kästchengröße deutet die Abnahme der Individuendichte an, die zunehmende Schattierung den Anstieg in der Biomasse. Gestrichelte Kästchen zeigen das Fehlen eines bestimmten Stadiums an. **a)** Über Sporen und Keimlinge kommt es zur Ausbildung mehr oder weniger dichter *Enteromorpha*-Bestände im Wattenmeer. **b)** Das Heranwachsen adulter *Enteromorpha*-Pflanzen unterbleibt, obwohl sich die Sporen zu Keimlingen weiterentwickeln. **c)** Es kommt lediglich zur Ansiedlung von *Enteromorpha*-Sporen auf dem Substrat, ein Auskeimen dieser unterbleibt jedoch. **d)** Adulte *Enteromorpha*-Pflanzen überdauern den Winter und setzen ihr Wachstum im darauffolgenden Jahr fort. Sporen, die von ihnen entlassen werden, siedeln auf einem Substrat, sind jedoch nicht in der Lage auszukeimen. **e)** Adulte *Enteromorpha*-Pflanzen überdauern den Winter und setzen ihr Wachstum im darauffolgenden Jahr fort. Eine erfolgreiche Ansiedlung von Sporen auf einem Substrat findet nicht statt.

Die Entwicklung der *Enteromorpha* spp.-Bestände im Wattenmeer stellt somit ein höchst komplexes Gefüge dar. Allein im Königshafen von Sylt existieren mindestens 13 *Enteromorpha*-Arten (Kapitel 6.2.3.2, Tab.22), die sich bezüglich ihrer ökophysiologischen Ansprüche unterscheiden (LOTZE, 1994). Trotzdem genügte es für die in dieser Arbeit

entwickelten Fragestellung mehrere Arten als eine Einheit zusammenzufassen (siehe Kapitel 1). Dies bedeutet aber nicht, daß die Gattung *Enteromorpha* somit quasi als polymorphe Art zu betrachten ist. LOTZE (1994) zeigte eine deutliche Sukzession einzelner Arten auf. Es wird in dieser Arbeit aber gezeigt, daß übergeordnete ökologische Fenster bestanden haben (zum Beispiel Licht- und Nährstoffverhältnisse), die von größerer Bedeutung für die Entwicklung der *Enteromorpha*-Bestände waren, als ihre zwischenartlichen Unterschiede. Es konnte allerdings sowohl durch die ökophysiologischen Untersuchungen von LOTZE (1994) als auch durch meine Untersuchungen nicht geklärt werden, warum eine *Enteromorpha*-Art in einer Algenmatte dominant ist, in einer anderen Algenmatte, die womöglich nur wenige 100 m entfernt vorkommt, jedoch nur mit geringer Biomasse vertreten ist. Dies ist eine mögliche Aufgabe zukünftiger Arbeiten.

In den ersten zwei Kapiteln der Diskussion (Kapitel 7.1 und Kapitel 7.2) wird anhand der Untersuchungsergebnisse aufgezeigt, welche Faktoren die Entwicklung von *Enteromorpha* im Königshafen beeinflußt haben, und welche generellen Möglichkeiten ihrer Ausbreitung existieren. Dabei werden jedem Abschnitt der Diskussion die eigenen Ergebnisse vorangestellt, und es wird auf die speziellen Verhältnisse des Sylter Wattenmeeres eingegangen. Dies ist für Sporen, Keimlinge und adulte Pflanzen getrennt durchgeführt worden. Es wird jedoch auf die jeweils anderen Entwicklungsstadien und die Zusammenhänge zwischen den einzelnen Faktoren eingegangen. Dabei wird deutlich werden, daß generell die Bestandsentwicklung von *Enteromorpha* in einem so variablen Gebiet wie dem Wattenmeer ohne Berücksichtigung zahlreicher Einflußfaktoren kaum zufriedenstellend vorausgesagt werden kann. In künftigen Monitoring-Programmen sollte dies nicht außer Acht gelassen werden. Wie solch ein Programm aussehen könnte, wird im dritten Kapitel der Diskussion, der Schlußbetrachtung (siehe dort Kapitel 7.3.2), beschrieben. Aus der weiteren Diskussion wird auch deutlich, welche Faktoren für die langfristige Veränderungen der *Enteromorpha*-Bestände im gesamten Wattenmeer von Bedeutung gewesen sein mögen, eine Bewertung dieser Faktoren wird ebenfalls in der Schlußbetrachtung (siehe dort Kapitel 7.3.1) vorgenommen.

7.1 Ausbreitung und Überdauerung der Sporen

In diesem Teil der Diskussion werden die wesentliche Prozesse von der Freisetzung der *Enteromorpha*-Sporen bis zu ihrer Anheftung und Überdauerung am Substrat beschrieben. Die Bedeutung einzelner Faktoren für die Ausbreitungs- und Entwicklungsmöglichkeiten von *Enteromorpha* wird diskutiert.

7.1.1 Sporenabgabe und Präsenz in der Wassersäule

Fertilität und genetische Vielfalt

Die Ausbildung fertiler Thallus-Abschnitte ist Voraussetzung für die asexuelle sowie sexuelle Vermehrung von *Enteromorpha* spp.. Für die Entwicklung der *Enteromorpha*-Bestände im Wattenmeer stellt sich die Frage, in welchem Zeitraum fertile Pflanzen vorhanden sind und ob ein permanenter Sporenregen die Frühjahrsentwicklung einleitet. Bei meinen Untersuchungen im Königshafen waren in den Wintermonaten nur wenige, meist eingesandete *Enteromorpha*-Thalli oder Fragmente vorhanden (Kapitel 6.2.3.2 und Kapitel 6.3.2.1). Diese waren jedoch zum Teil fertil und setzten Sporen frei (Kapitel 6.1.1). Die Anzahl der in den Wintermonaten vorhandenen Sporen war allerdings sehr gering. LOTZE (1994) führte im Königshafen von Mai bis September 1993 Untersuchungen zur Fertilität einzelner *Enteromorpha*-Arten durch. Der Gesamtanteil fertiler Pflanzen schwankte dabei zwischen 7,8 und 18,0 %, und er lag damit sicherlich wesentlich höher als zur Winterzeit. Auch BLACKER (1956) und CHRISTIE & EVANS (1962) wiesen für *Enteromorpha* in Gebieten vergleichbarer Breitengrade eine ganzjährige Fertilität nach. ZECHMAN & MATHIESON (1985) konnten *Enteromorpha*-Sporen das ganze Jahr über in der Wassersäule nachweisen. Lediglich ZANEFELD & BARNES (1965) schränkten aufgrund ihrer Untersuchungen im westlichen Atlantik den Reproduktionszeitraum von *Enteromorpha* auf die Monate Juni bis Oktober ein. Dies steht insofern in Übereinstimmung mit den Untersuchungen im Königshafen, als dies der ungefähre Zeitraum ist, in dem 1993 an den drei Dauerstationen die größte Sporenmenge vorhanden war (Mai-Oktober, Kapitel 6.1.1). Ich vermute, daß bei eingehenderer Überprüfung der *Enteromorpha*-Bestände im westlichen Atlantik die Ergebnisse von ZANEFELD & BARNES (1965) relativiert werden müssen, da die Autoren möglicherweise nur die hauptsächliche Fertilitätsspanne der Pflanzen erfaßt haben, nicht jedoch die absolute. Im Wattenmeer kann davon ausgegangen werden, daß *Enteromorpha* das ganze Jahr über fertil ist, wenn auch in unterschiedlichem Maße. Aufgrund der starken Herbststürme werden jedoch zum Winter hin die meisten Bestände im Wattenmeer vernichtet, so daß ein permanenter Sporenregen kaum ausreichen würde, um die *Enteromorpha*-Entwicklung im Frühjahr einzuleiten.

Lediglich in den Sommermonaten sind Sporen im Überfluß vorhanden. Große Mengen an Sporen sind aus den dichten *Enteromorpha*-Beständen der Tonnenleger-Bucht während des Sommers 1993 freigesetzt worden, und auch im Möwenberg-Watt und im Gröning-Watt fielen mehrere Millionen Sporen m^{-2} auf den Wattboden (Kapitel 6.1.1). Gibt es trotz dieser großen Mengen an Sporen Prozesse, die einen Einfluß auf die Sporen-Freisetzung der einzelnen Pflanzen haben, und welche Rolle mag dies im Wattenmeer spielen? LERSTON & VOTH (1960) zeigten, daß dichte Bestände von *Enteromorpha* einen hemmenden Einfluß auf die Sporen-Entleerung der einzelnen Pflanzen haben. Die hohe Anzahl der Sporen, die sich in der Tonnenleger-Bucht auf den ausgesetzten Platten ansiedelte, weist jedoch darauf hin, daß Sporen in dichten Algenbeständen trotzdem stets im Überfluß vorhanden sind. Als positiver Faktor für die Freisetzung von Sporen ist das Trockenfallen der fertilen Pflanzen bekannt, sowie eine Erhöhung der Nährstoffkonzentrationen (LERSTON & VOTH, 1960) und der Temperatur (PANDEY & OHNO, 1985). Umgekehrt darf aber nicht darauf geschlossen werden, daß Nährstoffmangel einen hemmenden Einfluß auf die Freisetzung von Sporen hat. Im Möwenberg-Watt, dem Untersuchungsgebiet mit den geringsten Beständen an adulten *Enteromorpha*-Pflanzen, fielen etliche Millionen Sporen im Juli und August auf die Sedimentoberfläche, obwohl in diesem Zeitraum kein freies Nitrat in der Wassersäule vorhanden war (siehe Anhang Seite XIX). So mögen hemmende Einflüsse auf die Freisetzung von *Enteromorpha*-Sporen im Wattenmeer existieren, sie sind aber wahrscheinlich keine kritische Größe bei der Ausbildung und Verbreitung der Bestände.

In dieser Arbeit wurde nicht unterschieden, ob Gameten oder Zoosporen von den fertilen *Enteromorpha*-Pflanzen freigesetzt worden sind. Trotzdem soll auf diesen Aspekt kurz eingegangen werden, da Informationen darüber für den Königshafen existieren, die wichtig sind, für die Beschreibung der dort vorhandenen *Enteromorpha*-Populationen und deren Ausbreitungsmöglichkeiten. Bei den bestandsbildenden Arten im Königshafen handelt es sich um Mischpopulationen, die sich sowohl aus Gametophyten, als auch aus Sporophyten zusammensetzen, wobei letztere häufiger vertreten sind (LOTZE, 1994). Welche Bedeutung hat die Zusammensetzung der Algenbestände im Königshafen? Die Dominanz von *Enteromorpha* spp.-Sporophyten über Gametophyten ist ein häufiges Phänomen (YAMADA & KANDA, 1938; PARRIAUD, 1963). Die Etablierung von Mischpopulationen ist sicherlich ein Vorteil im Gezeitenbereich, da hierbei zwei Entwicklungsstrategien gleichzeitig verfolgt werden; einerseits die kurzfristige Besiedlung eines Lebensraumes, andererseits die schnelle Reaktion auf Änderungen im Lebensraum. Asexuell gebildete Sporen und nicht fusionierte Gameten sind im wesentlichen genetisch identisch mit ihren Eltern-Pflanzen (STEBBINS & HILL, 1980) und entwickeln sich rasch unter den gleichen Bedingungen, die für das Heranwachsen der Eltern-Pflanzen geeignet waren. Die daraus hervorgehenden Populationen haben allerdings eine wesentlich geringere genetische Flexibilität als solche, die sexuell produziert worden sind. Letztere können besser auf jahreszeitliche Schwankungen einzelner

Faktoren reagieren. Andererseits zeigten Untersuchungen von INNES (1987, 1988) an sich asexuell vermehrenden *Enteromorpha linza*-Populationen, daß genetisch verschiedene Populationen bereits in einer Entfernung von wenigen 100 m vorkommen und verschiedene Umweltansprüche ausgebildet haben können (zum Beispiel unterschiedliche Temperaturoptima). Berücksichtigt man, daß es sich im Königshafen nicht nur um Gametophyten und Sporophyten einer Art handelt, sondern auch noch um verschiedene *Enteromorpha*-Arten, ergibt sich daraus eine große genetische Bandbreite. Man kann wohl davon ausgehen, daß es in der Wassersäule oder im Sediment immer gewisse *Enteromorpha*-Stadien gibt, die auf die im Frühjahr herrschenden Verhältnisse mit einer massiven Entwicklung reagieren können. In den Sommermonaten hingegen spielt es kaum eine Rolle, was für Sporen von den adulten Pflanzen freigesetzt werden, da praktisch keine Auskeimung stattfindet (Kapitel 6.2.1.1).

Phasen verstärkter Sporen-Freisetzung

Eine zeitliche Übereinstimmung zwischen der Mondphase, der Anzahl fertiler *Enteromorpha* spp.-Thalli und der Abundanz von Sporen in der Wassersäule wird von mehreren Autoren beschrieben (CHRISTIE & EVANS, 1962; TOWNSEND & LAWSON, 1972; MAIRH et al., 1980; PANDEY & OHNO, 1985) und ist auch von anderen Grünalgen bekannt (SMITH, 1947; GAYRAL, 1960; OHNO, 1972). Jeweils zu Zeiten der Springtiden fanden die Autoren die höchste Anzahl fertiler Thalli oder Sporen. Die Bedeutung solcher Phasen war für die *Enteromorpha*-Bestände im Königshafen im allgemeinen gering, da auf die Freisetzung von Sporen in den Sommermonaten nicht direkt deren Auskeimung folgte (Kapitel 6.1.1 und Kapitel 6.2.1.1). Eine mögliche Ausnahme davon wird im nächsten Absatz beschrieben. Sporen waren während der Sommermonate zumindest tagsüber stets in großen Mengen im Wasser präsent. Bei einem Experiment (Kapitel 6.1.2), das im August 1993 bei Halbmond (drei Tage vor der Nipptide) durchgeführt wurde, siedelten allein in der Tonnenleger-Bucht innerhalb von drei Stunden fast 30×10^6 Sporen m^{-2} . Dieses Ergebnis bestätigt Untersuchungen von LOTZE (1994), die für die *Enteromorpha*-Bestände im Königshafen keinen eindeutigen Zusammenhang zwischen der Tidenphase und der Freisetzung von Sporen fand. Sie stellte jedoch ebenso wie PRINGLE (1986) fest, daß es Zeiträume gibt, in denen die Gametophyten besonders viele Gameten freisetzen. Dies ist für die Gametophyten auch wichtig, da die synchrone Abgabe der Gameten deren Möglichkeit zur erfolgreichen Kopulation erhöht. Die Überlebenschance unfusionierter Gameten ist sehr gering. Im vorherigen Abschnitt wurde jedoch bereits erwähnt, daß im Königshafen der Anteil an Gametophyten stets geringer war als der Anteil an Sporophyten und somit die Bedeutung synchroner Sporenfreisetzung eingeschränkt ist.

Kommt es dennoch im Eulitoral zur synchronen Abgabe von *Enteromorpha*-Sporen, so kann dies auch unabhängig von den Mondphasen erklärt werden. Eine Freisetzung von *Enteromorpha* spp.-Sporen wird durch ein Antrocknen fertiler Thallusabschnitte begünstigt (HOUGHTON et al., 1973). Im Freiland hängt das Antrocknen der Pflanzen wesentlich von der Länge und der Tageszeit der Ebbphasen sowie von der Temperatur, dem Wind und dem Salzgehalt des Standortes, ab (TOWNSEND & LAWSON, 1962). Bei den meisten Untersuchungen zur periodischen Abgabe von *Enteromorpha* spp.-Sporen (siehe vorherigen Absatz) ist eine mögliche Korrelation der Sporenabgabe mit der jeweiligen Trockenfallzeit der Wattflächen nicht berücksichtigt worden. Diese ist zwar in der Regel zur Zeit der Springtiden am längsten, wird andererseits aber auch maßgeblich vom Wetter beeinflusst. So fallen im Königshafen die Wattflächen bei Ostwindlagen wesentlich länger trocken als bei Westwinden. Eine verstärkte Freisetzung von Sporen muß die Folge davon sein, vorausgesetzt es ist eine hohe Anzahl fertiler *Enteromorpha*-Thalli vorhanden. Einen positiven Einfluß auf die Ausbildung der *Enteromorpha*-Bestände kann dies im Königshafen jedoch nur während eines ganz kurzen Zeitraumes im Jahr gehabt haben. So waren 1992 und 1993 lediglich im Mai adulte Pflanzen vorhanden und die Nährstoffverhältnisse und Lichtbedingungen gut (siehe Kapitel 6.3.2.1 sowie den Anhang Seite XIX und XXIV). In beiden Jahren gab es zudem im Mai etliche Tage mit östlichen Winden bei gleichzeitig geringem Niederschlag (siehe Anhang Seite XXII und Seite XXVI), so daß jeweils die äußeren Faktoren sowohl für die Freisetzung als auch die Keimung der Sporen günstig waren.

Tageszeitliche Freisetzung von Sporen und ihre Dichteabhängigkeit

Die bisher diskutierten Ergebnisse sollen den Eindruck vermitteln, daß es im Königshafen in den Sommermonaten *Enteromorpha*-Sporen zu jeder Zeit in Hülle und Fülle gegeben hat und die Verfügbarkeit von Sporen keinen limitierenden Faktor in der Entwicklung darstellte, sondern lediglich ihre absolute Menge aufgrund verschiedener abiotischer und biotischer Faktoren variabel war. Trotzdem hat es aber im Sommer Zeiten gegeben, in denen sich praktisch keine Sporen in der Wassersäule befanden, da die Abgabe der Sporen von der Tageszeit abhing (Kapitel 6.1.2). Nachts wurden nur aus den dichten Beständen der Tonnenleger-Bucht Sporen freigesetzt, jedoch nicht aus den lockeren Beständen im Möwenberg-Watt. Warum dies so war, und welche Bedeutung dies bei der Verbreitung von *Enteromorpha*-Sporen gehabt haben könnte, wird im folgenden dargelegt.

Es ist bekannt, daß nicht zu jeder Tageszeit gleich viele Sporen von *Enteromorpha* freigesetzt werden (PANDEY & OHNO, 1985). Nach LERSTON & VOTH (1960) erfolgt bei Dunkelheit keine Sporen-Entleerung, sondern es wird eine Hellphase von mindestens einer Stunde benötigt. Damit stimmen die Ergebnisse aus dem Möwenberg-Watt überein. Nachts

fand dort praktisch keine Sporenabgabe der fertilen Thalli statt, tagsüber wurden sie jedoch in großen Mengen von den fertilen Pflanzen entlassen. In der Tonnenleger-Bucht hingegen wurden nachts so viele Sporen freigesetzt wie am Tage. Eine mögliche Erklärung für die Unterschiede bei der Sporenfreisetzung ist, daß im Möwenberg-Watt nur geringe *Enteromorpha*-Bestände vorhanden waren, sich in der Tonnenleger-Bucht jedoch dicke Matten ausgebildet hatten. Die Vermutung liegt nahe, daß die Dichte der Algenbestände einen Einfluß auf den Zeitraum der Sporenabgabe hatte. Für Sporen, die aus lockeren Beständen freigesetzt werden, ist es nicht so wichtig wie weit sie verdriftet werden, da noch genug freier Raum zur Besiedlung in der Umgebung der adulten Pflanzen vorhanden ist, in dichten Beständen ist dies jedoch anders. Für die Braunalge *Macrocystis pyrifera* beschreiben ANDERSON & NORTH (1966), daß die Sporen aus dichten Beständen 14 mal weiter verdriftet werden, als die isoliert stehender Pflanzen. Für *Postelsia palmaeformis* hat DAYTON (1973) eine fünfmal weitere Verdriftung von Sporen aus dichten Beständen gefunden als für solche aus lockeren Beständen. HRUBY & NORTON (1979) haben gezeigt, daß in einem dichten Bestand von *Enteromorpha intestinalis* die Anzahl von Sporen verschiedener Makroalgen, die das Substrat erreichen, im Vergleich zu unbesiedelten Flächen deutlich reduziert ist. Bezogen auf den Königshafen, würde sich dies jedoch nur positiv auf die Verbreitung der Sporen aus der Tonnenleger-Bucht auswirken, aber nicht die ganztägige Freisetzung der Sporen erklären. CHRISTIE & SHAW (1968) und CHRISTIE (1973) fanden jedoch heraus, daß sich bei Dunkelheit Sporen nicht so stark an ein Substrat anheften wie bei Helligkeit und nach Angaben von JONES & BABB (1968) länger in der Wassersäule verweilen. In einem Gebiet wie der Tonnenleger-Bucht, in dem zum einen die Dichte der adulten Pflanzen so hoch war, daß kaum besiedelbarer Platz für die Sporen übrigblieb, kann es von Vorteil gewesen sein, auch nachts Sporen freizusetzen, da dadurch zum einen die absolute Menge an Sporen, die sich zeitgleich in der Wassersäule befand, verringert worden ist, zum anderen die nachts freigesetzten Sporen weiter verdriftet werden konnten.

Unter dem Aspekt der tageszeitlichen Freisetzung von Sporen betrachtet, ist es von Bedeutung zu wissen, daß es bei Sylt die Nipptiden sind, die regelmäßig alle 14 bis 15 Tage mit ihrem Niedrigwasser in die Mittagszeit fallen, wenn die Sonne am höchsten steht, Springtidenhochwasser fällt ebenso regelmäßig in die Mittags- und Mitternachtszeit. Diese Tatsache ist im vorherigen Abschnitt nicht berücksichtigt worden, dadurch kann aber erklärt werden, warum nach Nipptidenniedrigwasser ebenfalls große Mengen an Sporen freigesetzt werden. Sie liegen bezüglich der möglichen Austrocknung von fertilen *Enteromorpha*-Thalli mit sich anschließender Sporenfreisetzung tageszeitlich günstiger als die Springtidenhochwasser.

Verbreitung der Sporen in der Wassersäule (I) : Phototaxis und Sinkgeschwindigkeit

Im vorherigen Abschnitt wurde gezeigt, daß die Sporenfreisetzung bei Dunkelheit einen positiven Einfluß auf die weiträumige Verbreitung von *Enteromorpha*-Sporen haben kann, dies aber womöglich nur in dichten *Enteromorpha*-Beständen geschieht. Tagsüber entscheiden andere Faktoren, wie weit Sporen verdriftet werden. Bei der Untersuchung zur räumlichen Verbreitung von *Enteromorpha*-Sporen im Möwenberg-Watt sank der größte Teil der Sporen in unmittelbarer Nähe der adulten Pflanzen zu Boden, einige wurden jedoch über größere Distanzen verdriftet (Kapitel 6.1.3). Was führte dazu, daß einige Stadien länger in der Wassersäule blieben als andere?

Im allgemeinen erhöhen die Kleinheit der Fortpflanzungsstadien, ihre Mobilität und eine positive Phototaxis die Wahrscheinlichkeit, daß eine Art sich über größere Distanzen auszubreiten vermag (NORTON, 1991). *Enteromorpha*-Sporen sind nicht größer als 4-12 µm (KOEMAN & VAN DEN HOEK, 1982 a, 1982 b, 1984) und sinken schon dadurch relativ langsam zu Boden (COON et al., 1972). Phototaktische Reaktionen sind sowohl von den Gameten als auch von den Zoosporen der meisten *Enteromorpha*-Arten bekannt (BLIDING, 1963; JONES & BABB, 1968; WOODHEAD & MOSS, 1975; KOEMAN & VAN DEN HOEK, 1982 a, 1982 b, 1984). Verschiedene Populationen einer Art können jedoch unterschiedlich auf Licht reagieren. Für Zoosporen von *Enteromorpha prolifera* geben BLIDING (1963) und KAPRAUN (1970) positive Phototaxis an, während KIM et al. (1991) eine negative Phototaxis festgestellt haben. Zoosporen verschiedener *Enteromorpha linza*-Pflanzen reagieren bei gleichen Lichtbedingungen phototaktisch verschieden (BLIDING, 1933).

LOTZE (1994) zeigte, daß zum Zeitpunkt meiner Untersuchung vorwiegend fertile Sporophyten von *Enteromorpha radiata* (mit geringen Mengen an *E. prolifera*, *E. clathrata* und *E. flexuosa*) im Möwenberg-Watt vorhanden waren, deren Zoosporen phototaktisch negativ reagierten. Eine weiträumige Verbreitung phototaktisch negativer Stadien ist unwahrscheinlich, da sie in der Regel kurz nach ihrer Freisetzung zu Boden sinken. Unterschiede im phototaktischen Verhalten vorhandenen Sporen-Materials kann ein Grund für ihre unterschiedlich weite Ausbreitung im Königshafen gewesen sein. Die Unterschiede in der Verbreitung können sich jedoch auch aus der jeweiligen Position der Sporen in der Wassersäule und dem Wasserstand, der zum Zeitpunkt ihrer Freisetzung herrschte, ergeben haben. Weitere Möglichkeiten zur Ausbreitung werden im nächsten Abschnitt diskutiert.

Verbreitung der Sporen in der Wassersäule (II) : Mobilität und Verdriftung

Bei den Untersuchungen im Königshafen lagen die Distanzen zwischen den *Enteromorpha*-Beständen und den Standorten, an denen die Besiedlungsexperimente durchgeführt worden sind, höchstens wenige hundert Meter auseinander (Kapitel 6.1.1 bis Kapitel 6.1.3). Im Folgenden wird dagegen auf ihre Verbreitung über große Distanzen eingegangen. Obwohl hierzu keine eigenen Untersuchungen durchgeführt worden sind, ist dieser Abschnitt mit in die Diskussion aufgenommen worden, da die Ausbreitungsmöglichkeiten von *Enteromorpha*-Sporen im Wattenmeer einer der wichtigsten Prozesse in der Neubesiedlung von Wattflächen ist. Eine abschließende Betrachtung (Kapitel 7.3.1) über die *Enteromorpha*-Entwicklung zu erstellen und mögliche Gründe für deren Massenentwicklung zu nennen, ohne diesen Aspekt zu berücksichtigen, erschien mir nicht gerechtfertigt zu sein.

Die Eigenbeweglichkeit von begeißelten Fortpflanzungsstadien, wie sie *Enteromorpha* hat, ist bezogen auf die Fließgeschwindigkeit der Gezeitengewässer minimal. NORTON (1992) gibt als höchste Schwimmgeschwindigkeiten der agilsten Algensporen einen Bereich an, der zwischen $80\text{-}300\ \mu\text{m sec}^{-1}$ liegt. Die Fließgeschwindigkeit von gezeitenbeeinflussten Küstengewässern kann dagegen zwischen $1\text{-}10\ \text{m sec}^{-1}$ liegen, einem Wert also, der mindestens 10.000 mal höher ist als die Schwimmbewegungen von Sporen. Auf den Wattflächen des Königshafens hingegen ist die Fließgeschwindigkeit des Wassers selten größer als $0,2\ \text{m sec}^{-1}$, nur im Priel wird eine Fließgeschwindigkeit von fast $1\ \text{m sec}^{-1}$ erreicht. Trotzdem kann auch im Königshafen die Eigenbeweglichkeit der *Enteromorpha*-Sporen bezüglich ihrer horizontalen Verbreitung vernachlässigt werden. In Bezug auf die vertikale Position in der Wassersäule kann die Mobilität von Sporen jedoch von Bedeutung sein und deren Zeit im Wasserkörper wesentlich verlängern. Theoretisch kann eine Spore an einem einzigen Tag bei einer kontinuierlichen Schwimmgeschwindigkeit von $100\ \mu\text{m sec}^{-1}$ eine Strecke von fast neun Metern zurücklegen. Die meisten *Enteromorpha*-Sporen werden im Gezeitenbereich bei auflaufendem Wasser freigesetzt; reagieren sie phototaktisch positiv brauchen die Sporen lediglich ihre Position in dem oberen Bereich der Wassersäule zu halten, um über weite Distanzen verdriftet zu werden (siehe auch vorherigen Abschnitt). JONES & BABB (1968) haben nachgewiesen, daß zweigeißelige Gameten beziehungsweise Parthenosporen von *Enteromorpha intestinalis* bei Dauerlicht und ständiger Wasserbewegung bis zu acht Tagen im Wasser verbringen können. Reduziert sich allerdings die Hellphase auf 16 Stunden am Tag, nimmt der Zeitraum, in dem sich Sporen in der Wassersäule befinden, um fast die Hälfte ab. Die Ergebnisse von JONES & BABB (1968) wurden durch Untersuchungen von HOFFMANN & CAMUS (1989) bestätigt, die die Verweildauer von *Enteromorpha intestinalis*-Sporen im Wasser mit bis zu fünf Tagen angeben. Neben dem Licht beeinflusst die Temperatur die Verweildauer von Sporen in der Wassersäule (JONES & BABB, 1968). Innerhalb eines Temperaturbereiches von $17,5\text{-}27,5\ ^\circ\text{C}$ bleiben Sporen verhältnismäßig länger

im Wasser als bei niedrigeren oder höheren Temperaturen. Im Königshafen wurden die meisten Sporen während der Sommermonate produziert (Kapitel 6.1.1) als die Wassertemperaturen am höchsten waren (siehe Anhang Seite XXI), was ihre potentielle Verdriftung positiv beeinflusst hat.

Es ist nicht bekannt, welche Vermehrungsstadien von *Enteromorpha* am ehesten über weite Strecke verdriftet werden. Höchstwahrscheinlich sind es jedoch phototaktisch positive Zoosporen, da die Sporophyten in vielen Gebieten mengenmäßig dominieren und weil Gameten, wenn sie sich zu einer Zygote vereinigen, die Fähigkeit zur positiven Phototaxis verlieren und zu Boden sinken (JONES & BABB, 1968; WOODHEAD & MOSS, 1975). Bei einer potentiellen Verweilzeit von mehreren Tagen in der Wassersäule und unter Berücksichtigung der küstennahen Strömungsgeschwindigkeiten ist es verständlich, daß man *Enteromorpha*-Sporen noch in etlicher Entfernung von der Küste nachweisen konnte. SCHMIDT (1980) hat anhand von Farbpartikeln an der englischen Küste gezeigt, daß kleine Partikel wie zum Beispiel auch Sporen bereits während einer einzigen Fluttide bis 13,4 km flußaufwärts transportiert werden können. Die Erstbesiedlung der in den sechziger Jahren vor Island neu entstandenen Vulkaninsel Surtsey zeigte, daß sowohl *Enteromorpha*- als auch andere Algensporen über etliche Kilometer verdriftet werden können (JONSSON, 1970). ZECHMAN & MATHIESON (1985) fanden in 8 bis 24 km Entfernung von der Küste noch *Enteromorpha*-Sporen im Wasser, AMSLER & SEARLES (1980) sogar in einer Entfernung von über 35 km, wobei die Sporen über die ganze Wassersäule verteilt waren. MENESES (1993) berichtet von einer möglichen Verbreitung von *Enteromorpha*-Sporen über Meeresschaum, inwieweit dabei größere Distanzen zurückgelegt werden, ist jedoch nicht bekannt.

Ein weiterer Aspekt bei der Verbreitung von *Enteromorpha*-Sporen im Wasser ist, daß auch die adulten Pflanzen nicht ortsgebunden sein müssen. Im Königshafen sowie in anderen Wattgebieten driften regelmäßig im Sommer vom Substrat losgerissene *Enteromorpha*- und andere Grünalgen-Thalli in den Gezeitenströmungen umher (KRAMER et al., 1990; THYBO-CHRISTENSEN et al., 1993; GEERTZ-HANSEN et al., 1993). Driftende Algen können Strecken von 100 km und mehr zurücklegen (YOSHIDA, 1963; OLIVEIRA, et al. 1979; NORTON & MATHIESON, 1983; VAN DEN HOEK, 1987). Dadurch kann nicht nur den adulten driftenden Pflanzen ein neuer Lebensraum erschlossen werden, sondern diese können auch, falls sie ihre Fertilität beibehalten, Sporen abgeben und sich dauerhaft in einem neuen Gebiet etablieren. Bei meinen Untersuchungen war ein Teil der im Königshafen umhergetriebenen *Enteromorpha*-Thalli stets fertil. Dies ist nicht selbstverständlich. Viele andere Algen-Gattungen verlieren ihre Fertilität, wenn sie vom Substrat losgerissen werden (SCHILLER, 1909). So habe ich im Königshafen niemals treibende *Ulva*-Thalli gefunden, die fertil waren. Eine weitere Möglichkeit zur Verbreitung von *Enteromorpha* spp. ist auch die

Anheftung ihrer Sporen an im Wasser treibenden Gegenständen oder an Schiffsrümpfen (KAMINSKI, 1980). Angespülte Schulp vom Tintenfisch *Sepia officinalis*, die ich bei Sylt nach Herbststürmen gesammelt habe, waren zum großen Teil mit kleinen *Enteromorpha*-Thalli bewachsen, von denen einige Pflanzen wiederum fertil waren.

Auskeimpotential und Überlebensfähigkeit der Sporen in der Wassersäule

Bei den Untersuchungen im Königshafen wurde deutlich, daß Millionen von *Enteromorpha*-Sporen während der Sommermonate auf die Wattflächen fallen (Kapitel 6.1.1-6.1.3), ausgezählt wurden allerdings nur diejenigen, die unter den benutzten Kulturbedingungen zu Keimlingen heranwuchsen. Die Anzahl der tatsächlich von den adulten Pflanzen freigesetzten und zu Boden gesunkenen Sporen kann jedoch wesentlich höher liegen, da häufig ein Teil von ihnen nicht auskeimfähig ist (HOFFMANN & CAMUS, 1989). Desweiteren sind die Gameten einiger *Enteromorpha*-Arten oder -Populationen auf die Kopulation mit einem anderen Gameten angewiesen, da sie nicht in der Lage sind, sich parthenogenetisch zu entwickeln (BLIDING, 1933). Um die potentiellen Entwicklungsmöglichkeiten von *Enteromorpha* in einem Gebiet abzuschätzen (zum Beispiel für Monitoring-Programme, siehe Kapitel 7.3.2) ist es daher empfehlenswert eine Methode zu benutzen, bei der das Auskeimvermögen der Sporen berücksichtigt wird und nicht allein deren Abundanz in der Wassersäule. Dafür spricht auch ein weiterer Grund. Die Abundanz von Makroalgen-Sporen in der Wassersäule kann durch Herbivore reduziert werden. Die im Wasser treibenden *Enteromorpha*-Sporen unterscheiden sich nicht wesentlich vom Phytoplankton, das heißt, sie werden ebenfalls vom Zooplankton gefressen oder können von benthischen Filtrierern, wie zum Beispiel der Miesmuschel *Mytilus edulis*, aufgenommen werden (SANTELICES & MARTINEZ, 1988; SANTELICES & PAYA, 1989). Im Königshafen von Sylt waren 1992 und 1993 die eulitoralen Miesmuschelbänke nicht mit *Enteromorpha* bewachsen, was unter anderem auf den Beweidungsdruck der Strandschnecke *Littorina littorea* zurückgeführt werden kann (ALBRECHT, unveröffentlicht). Untersuchungen von ASMUS & ASMUS (1991) zeigten aber auch, daß es zu einer erheblichen Reduzierung des Phytoplankton-Gehaltes einschließlich der im Wasser treibenden Sporen von Makroalgen in dem über Miesmuschel-Bänke fließenden Gezeitenwasser kommt.

7.1.2 Das Festheften der Sporen am Substrat und ihre Überdauerung

In diesem Kapitel wird die Ansiedlung der *Enteromorpha*-Sporen am Substrat beschrieben sowie ihr mögliches weiteres Schicksal bis zur Auskeimung.

Die Anheftung der Sporen an das Substrat und Ausbildung der Zellwand

Die Untersuchungen im Königshafen zeigten, daß etliche Monate vergehen konnten, ohne daß es zur Auskeimung der auf den Wattboden gesunkenen *Enteromorpha*-Sporen kam (Kapitel 6.1.1; Kapitel 6.1.5; Kapitel 6.2.1). Um solche langen Zeiträume zu überdauern und dann auch noch erfolgreich auskeimen zu können, müssen sich die Sporen an möglichst geeigneten Substraten ansiedeln. Die Anheftung einer *Enteromorpha*-Spore an ein Substrat ist die Voraussetzung für alle weiteren Entwicklungsprozesse. Eine direkte Entwicklung von *Enteromorpha*-Sporen in der Wassersäule zu mehrzelligen Stadien ist nicht bekannt.

Bei den im Königshafen und den umliegenden Wattgebieten herrschenden Fließgeschwindigkeiten des Gezeitenwassers lag die Vermutung nahe, daß die Anheftung von *Enteromorpha*-Sporen an dem Substrat nur bei Stauwasser oder verminderter Strömungsgeschwindigkeit stattfand. Dies ist jedoch nicht richtig. HOUGHTON et al. (1973) kamen zu dem Ergebnis, daß sich die Sporen von *Enteromorpha* noch bei einer Fließgeschwindigkeit des Wassers von mehr als $4,8 \text{ m sec}^{-1}$ an ein Substrat festheften können. Der Grund hierfür liegt vermutlich darin, daß selbst bei starker Strömung ein Teil der Sporen die Grenzschicht zwischen Wasser und Substrat erreicht, wo sie der starken Strömung nicht mehr ausgesetzt sind. CHRISTIE (1973) zeigte in einem Laborexperiment mit *Enteromorpha intestinalis*, daß die erfolgreiche Anheftung an das Substrat bei Zoosporen um ein vielfaches höher liegt als bei Zygoten oder einzelnen Gameten und daß die Kontaktzeit einer Zoospore mit dem Substrat nicht länger als eine Minute sein muß, um eine derart feste Anheftung zu erlangen, daß sie vom fließendem Seewasser allein nicht mehr von ihrem Anheftungsort abgelöst werden kann.

Einen allgemeinen Überblick über die physiologischen Prozesse bei der Anheftung von Makroalgen-Sporen geben FLETCHER & CALLOW (1992) und FLETCHER et al. (1990). Thigmophobische Reaktionen sind von *Enteromorpha* spp.-Sporen bekannt (CHRISTIE et al., 1970; CHRISTIE, 1973; GUNN et al., 1984), sie nehmen aber von der Zoospore über die Zygoten bis hin zum einzelnen Gameten (CHRISTIE, 1973) sowie mit der Verweildauer der Stadien im Wasser ab. Nach GUNN et al. (1984) kommt es zunächst zu einem schwachen Festheften der Sporen an das Substrat. Erst wenn eine gute Adhäsion zwischen den Flagellen und dem Substrat erreicht ist, wird der Sporenkörper an sich stabilisiert und in direkten Kontakt mit der Substratoberfläche gebracht. Schon kurz nach dem Festheften der *Enteromorpha* spp.-Sporen an das Substrat bildet sich eine feste Zellwand, so daß innerhalb einer kurzen Zeit ein guter physikalischer Schutz hergestellt wird.

Die Untersuchungen im Königshafen zeigten, daß *Enteromorpha*-Sporen nicht nur monatelang an der Sedimentoberfläche überdauern können (zum Beispiel auf *Hydrobia ulvae*), sondern

auch tief vergraben im Sediment, was die besondere Wichtigkeit robuster Zellwände verdeutlicht (Kapitel 6.1.5). In einem so instabilen Lebensraum wie dem Wattenmeer ist der mechanische Schutz der Sporen gegenüber Reibung besonders wichtig, dabei ist es von Vorteil, daß sich die Zellwände unmittelbar nach der Festheftung der Sporen am Substrat verdicken. Ein anderes Beispiel aus dem Königshafen mag die besondere Anpassung der *Enteromorpha*-Sporen an das Wattenmeer veranschaulichen. Winter mit starker Kälte und Eisbildung sind im Wattenmeer nicht selten (ZIEGELMEIER, 1964; REISE, 1985). Sowohl im Winter 1992 als auch im Winter 1993 fiel die Dauerstation im Möwenberg-Watt nach langanhaltenden Ostwinden für mehrere Tage trocken und fror im Oberflächenbereich ein. *Enteromorpha*-Sporen, die im Sediment begraben waren, blieben von einer Vereisung verschont, diejenigen jedoch, die sich an Substraten wie der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* nahe der Sedimentoberfläche festgeheftet hatten, hingegen nicht. Trotzdem ließen sich auf den Wattschnecken anschließend große Mengen an Sporen auskultivieren (Kapitel 6.1.5). Eine ausgesprochen starke Kälteresistenz von *Enteromorpha*-Sporen hat auch KYLIN (1947) festgestellt.

Die Verfügbarkeit und Wahl eines geeigneten Substrates

Auf den Sedimentböden des Wattenmeeres ist das Angebot an großflächigen Hartsubstraten spärlich. Die Ergebnisse der Sediment-Probenahmen zeigten im Königshafen jedoch, daß auch Sandkörner direkt von *Enteromorpha*-Sporen besiedelt werden können (Kapitel 6.1.5 und Kapitel 6.2.2). Eine Auskeimung von Sporen unterblieb jedoch in den schlickigen Bereichen des Königshafens. Im Labor-Experiment konnte gezeigt werden, daß das fehlende Auskeimen der Sporen in diesen Bereichen mit der zu geringen Korngröße des Sedimentes zusammenhing (Kapitel 6.1.6). Übertragen auf andere Wattgebiete bedeutet dies, daß in sämtlichen Schlickwatten keine Entstehung von dichten *Enteromorpha*-Beständen über Sporen zu erwarten ist, sofern nicht andere Substrate wie zum Beispiel die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* zur Verfügung stehen (Kapitel 6.2.1 und Kapitel 6.2.3.1). Die Wattsedimente werden von den *Enteromorpha*-Sporen allerdings auch nicht wahllos besiedelt, sondern es lassen sich verschiedene Substratpräferenzen aufzeigen. Es kann davon ausgegangen werden, daß im Wattenmeer die für die Keimung gut geeigneten Substrate bevorzugt von den Sporen besiedelt werden als zum Beispiel das reine Sediment.

Die Bedeutung des Mikroklimas für die Ansiedlung und das Auskeimen von Makroalgen-Sporen ist eingehend von AMSLER et al. (1992) beschrieben worden. Obwohl *Enteromorpha* spp.-Sporen sich auch auf sterilen und glatten Substraten innerhalb kürzester Zeit ansiedeln, lassen sie sich bevorzugt an Oberflächen mit einer etablierten bakteriellen Mikroflora nieder (THOMAS & ALLSOPP, 1983; DILLON et al., 1989).

Nach HARLIN & LINDBERG (1977) ist die physikalische Beschaffenheit der Substratoberfläche von primärer Bedeutung für die Entwicklung und Zusammensetzung von Makroalgengemeinschaften. Obwohl *Enteromorpha*-Sporen im Wattenmeer fast alle zur Verfügung stehenden Substrate besiedeln, lassen sich im Experiment Siedlungspräferenzen feststellen, mit denen sich eventuell auch unterschiedliche Verteilungsmuster der adulten Pflanzen im Freiland erklären lassen. Platten-Experimente von LUTHER (1976) zeigten, daß *Enteromorpha* fein granulierte Oberflächen gegenüber gröberen bevorzugt besiedelt. Dies liegt womöglich daran, daß fein granulierte Hartsubstrate ungleich mehr Vertiefungen ihrer Oberfläche aufweisen als grob granulierte Substrate. Die Vertiefungen solcher Oberflächen bieten den Sporen Schutz vor Wellenschlag und Strömung (CHRISTIE & SHAW, 1968; RUSSELL & MORRIS, 1971; CHRISTIE, 1973).

Überdauerung und Dunkelresistenz von Sporen

Bei den Untersuchungen im Königshafen fiel auf, daß in den Wintermonaten 1992 und 1993 weder *Enteromorpha*-Sporen in größerer Menge in der Wassersäule vorhanden waren noch Keimlinge im Sediment existierten (Kapitel 6.1.1 und Kapitel 6.2.1). Trotzdem kam es in beiden Jahren zur Entwicklung adulter Pflanzen, wenn auch in unterschiedlichem Ausmaß (Kapitel 6.3.2.1). Diese Entwicklung beruhte im wesentlichen auf der Überwinterung von Sporen, welche sich an Wattschnecken, Sandkörnern oder an anderen Substraten festgeheftet hatten (Kapitel 6.1.5). Die zahlreichen *Enteromorpha*-Sporen, die sich unter Kulturbedingungen auf lebenden Wattschnecken auskeimen ließen, waren im Freiland nie völlig vom Licht abgeschirmt, so daß photosynthetische Prozesse möglich waren. Im Gegensatz dazu konnten die Millionen Sporen m⁻², die sich im Februar 1994 bis zu 5 cm tief im Möwenberg-Watt befanden, keine Photosynthese betreiben. Voraussetzung für die Überdauerung dieser Sporen war eine lange Dunkelresistenz.

Literaturangaben über die Dunkelresistenz von Grünalgen-Sporen weichen stark voneinander ab. WOODHEAD & MOSS (1975) zeigten, daß Zygoten von *Enteromorpha intestinalis* mindestens 6 Wochen Dunkelheit überstehen können, was in Einklang mit den Ergebnissen von OHNO & ARASAKI (1969) steht, die berichteten, daß Sporen verschiedener Grünalgen wenigstens acht Wochen Dunkelheit überleben können. KYLIN (1947) hingegen wies schon wesentlich früher darauf hin, daß Sporen von *Enteromorpha linza*, die starken Temperaturschwankungen, einschließlich Minusgraden, ausgesetzt waren, noch nach über 10 Monaten Dunkelheit auskeimfähig waren. ARASAKI (1953) stellte sogar fest, daß Sporen von *Enteromorpha intestinalis* und anderen Grünalgen über anderthalb Jahre im Dunkeln gehältert werden können ohne ihre Auskeimfähigkeit zu verlieren. Die eigenen Untersuchungen im Königshafen bestätigen die von KYLIN (1947) und ARASAKI (1953) beschriebene lange

Dunkelresistenz von *Enteromorpha* spp.-Sporen (Kapitel 6.1.4). Es wurde jedoch auch gezeigt, daß die Abundanz auskeimfähiger Sporen mit zunehmender Zeitdauer abnimmt, und daß dies bei einer höheren Temperatur stärker ausgeprägt ist als bei einer niedrigen. Dies kann für die Überdauerung von Sporen und die sich daran anschließende Ausbildung von dichten Beständen adulter Pflanzen weitreichende Konsequenzen haben.

Je später im Jahr noch Sporen von adulten Pflanzen produziert werden, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß sie im Frühjahr des nächsten Jahres auskeimen können. Dies ist nicht nur so, weil zum einen die Überlebensrate der Sporen im Laufe der Zeit abnimmt, sondern auch, weil die Sporen so nicht den vergleichsweise hohen sommerlichen Temperaturen auf den Wattflächen ausgesetzt sind. Diese wirken sich ebenfalls negativ auf ihre Überlebensrate aus. Günstig wirkt sich auf die Entwicklung von *Enteromorpha* hingegen ein spätes Einsetzen der Herbststürme aus, da die Algenmatten dann länger auf den Wattsedimenten liegenbleiben und weiterhin große Mengen an Sporen produzieren können. Dies war 1993 in der Tonnenleger-Bucht der Fall, noch im Oktober fielen dort mehr als 58×10^6 Sporen m^{-2} auf den Wattboden.

Für Sporen, die im Königshafen im Sommer von den fertilen Pflanzen freigesetzt worden waren, könnte es unter Umständen günstig gewesen sein, sofort nach ihrer Festheftung am Substrat im Sediment begraben worden zu sein. So waren sie vor starken abiotischen Schwankungen geschützt und konnten überdauern bis sich die Bedingungen für ihre Auskeimung verbesserten. Der reduzierte Bereich des Sedimentes, im Möwenberg-Watt zum Zeitpunkt der Untersuchung 1,5 cm unterhalb der Sedimentoberfläche beginnend, wirkte sich anscheinend nicht negativ auf die Überlebensrate der Sporen aus, da bei den Untersuchungen im Möwenberg-Watt keine signifikanten Abnahmen ihrer Abundanzen in den obersten 3 cm des Sedimentes festgestellt wurden (Kapitel 6.1.5). Da sich die Oberflächensedimente des Königshafens jährlich 2 - 6 cm umlagern (BAYERL, 1992), wird auch tatsächlich wieder ein Teil der im Sediment begrabenen Sporen an die Oberfläche gebracht und kann auskeimen, sofern es die äußeren Bedingungen zulassen.

Abweidung von Sporen

Von den 82×10^6 *Enteromorpha*-Sporen m^{-2} , die 1993 auf die Flächen des Möwenberg-Wattes fielen (Kapitel 6.1.1), waren im Februar 1994 noch $2,7 \times 10^6$ Sporen m^{-2} vorhanden. Wodurch kam diese Abnahme zustande? Ausgekeimt sind vom Sommer 1993 bis Februar 1994 sicherlich nur wenige Sporen (Kapitel 6.2.1), und ein großer Teil der Sporen dürfte im Verlauf des Winters auf natürliche Weise eingegangen sein (siehe vorherigen Abschnitt). Kann aber auch die Abweidung der Sporen durch herbivore Organismen eine Rolle gespielt haben?

Die erfolgreiche Abweidung mikroskopischer Stadien von *Enteromorpha* durch herbivore Organismen und das daraus resultierende Fehlen der adulten Pflanzen wurde vor allem für den felsigen Gezeitenbereich durch eine Vielzahl von Untersuchungen belegt (siehe hierzu insbesondere HAWKINS & HARTNOLL, 1983; NORTON et al., 1990). In den meisten Arbeiten ist dabei nicht unterschieden worden, ob die Weidegänger direkt die Sporen fressen oder erst die Keimlinge. Vermutlich geschieht beides, ist aber wohl von der Beschaffenheit des Substrates abhängig. Je rauher ein Substrat ist und je mehr Vertiefungen es hat, desto schwieriger ist es für die Weidegänger, an die Sporen zu gelangen. Im Königshafen sind die wichtigsten Weidegänger die Strandschnecke *Littorina littorea*, die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* sowie verschiedene Gammariden- und Isopoden-Arten. Doch im Gegensatz zu Untersuchungen, die auf Miesmuschel-Bänken (ALBRECHT, unveröffentlicht) und in Seegraswiesen (WILHELMSEN, 1993; WILHELMSEN & REISE, 1994; GERBERSDORF, 1994) mit Weidegängern durchgeführt worden sind, ist über deren Bedeutung in Sand- und Schlickwatten nichts bekannt. In einem australischen Schlickwatt führte zwar der Ausschluß der pulmonaten Schnecke *Amphibola crenata* innerhalb eines Monats zu der Bildung eines dichten Diatomeenrasens (McCLATCHIE et al., 1982), doch ein Einfluß auf die Entwicklung von Makroalgen-Sporen wurde nicht aufgezeigt.

Der einzige Weidegänger, der auf den reinen Sand- und Schlickwatten des Königshafens in hohen Abundanzen vorkommt, ist die Wattschnecke *Hydrobia ulvae*. Im Labor-Experiment konnte gezeigt werden, daß die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* *Enteromorpha*-Sporen frißt (SCHORIES, 1991). Die großen Mengen an Sporen, die sich jedoch im Februar 1993 in dem obersten Zentimeter des Wattbodens befunden haben, weisen darauf hin, daß *Enteromorpha*-Sporen sicherlich nicht die bevorzugte Nahrung der Schnecken sind, sondern allenfalls wahllos zusammen mit anderen Partikeln aufgenommen werden. Bekräftigt wird diese Annahme durch die im Untersuchungszeitraum vorhandenen hohen Abundanzen der Schnecken, die im Möwenberg-Watt zu einem vollständigen Rückgang der Sporen im obersten Sedimentbereich hätten führen müssen. Desweiteren spricht gegen eine effektive Abweidung der Sporen durch *Hydrobia ulvae* die Tatsache, daß die Gehäuse der Schnecken selbst stark mit Sporen bewachsen waren.

Beweidung von *Enteromorpha*-Sporen ist sicherlich auf Sand- und Schlickwatten ohne größere Bedeutung. Aber selbst wenn Sporen von Weidegängern gefressen würden, bliebe dies möglicherweise ohne Folgen für die Entwicklung von *Enteromorpha*, da bei jeder Sedimentumlagerung erneut Sporen an die Oberfläche gelangen würden. Wie schon im vorherigen Abschnitt erwähnt, muß das vorübergehende Begraben einer *Enteromorpha*-Spore im Sediment nicht unbedingt von Nachteil sein, sondern das Sediment kann im Gegenteil einen geeigneten Schutzraum für Sporen darstellen. Eine mäßige Weideaktivität von Wattschnecken kann zudem durchaus positiv für *Enteromorpha*-Sporen sein, da die Schnecken dadurch

möglicherweise die Etablierung von benthischen Diatomeen unterbinden. Letztere verfestigen nicht nur das Sediment und verringern dadurch die Möglichkeit der *Enteromorpha*-Sporen, an die Oberfläche zu gelangen, sondern würden die Sporen im Frühjahr auch vom Licht abschirmen. Im Königshafen entwickelten sich die ersten Diatomeenrasen im Frühjahr stets einige Wochen bevor die vermehrte Auskeimung der *Enteromorpha*-Sporen begann.

Nur bei einer Tierart, die in hohen Abundanzen im Königshafen vorkommt, konnte festgestellt werden, daß sie *Enteromorpha*-Sporen effektiv aus dem Sediment entfernen kann. Dabei handelt es sich um den Wattwurm *Arenicola marina*. Dieser beeinflußt aus zwei Gründen den Gehalt an *Enteromorpha*-Sporen im oberen Sedimentbereich, zum einen durch die von ihm verursachte Sedimentumlagerung, zum anderen durch den direkten Wegfraß der Sporen (Kapitel 6.1.9). CADEE (1976) errechnete, daß die Abundanzen der Wattwürmer in den holländischen Wattgebieten ausreichen, um jährlich eine Sedimentumwälzung von sechs bis sieben Zentimetern zu verursachen; in der gleichen Größenordnung liegt auch die Umwälzung des Oberflächensedimentes im Königshafen. Durch die Grab- und Freßaktivität des Wattwurmes werden an Sedimentpartikeln haftende *Enteromorpha*-Sporen entweder nur umgelagert oder direkt von dem Tier verdaut. Bei meinen Untersuchungen im Möwenberg-Watt ließen sich in dem Bereich der Einsturztrichter der Wattwürmer zahlreiche *Enteromorpha*-Sporen im Sediment nachweisen, ihre Abundanz in den Kotschnüren der Tiere war jedoch signifikant geringer. Da sich aber im Februar 1994, bei einer Dichte von 25 ± 4 Wattwürmern m^{-2} , noch immer zahlreiche Sporen aus dem Sporenfall von 1993 im Sediment nachweisen ließen, ist fraglich, ob *Arenicola* bei solch einer Abundanz die Entwicklung von *Enteromorpha* hemmen könnte. Vermutlich könnte er dies auch bei höheren Abundanzen nicht, da die Tiere ihre Position im Sediment teilweise über mehrere Monate nicht verändern (THAMDRUP, 1935).

Abschließend kann das Fazit gezogen werden, daß Weidegänger zwar lokal für die Entwicklung von *Enteromorpha* spp.-Sporen von Bedeutung sein können (zum Beispiel in der Seegraswiese oder auf einer Miesmuschelbank), daß sie jedoch sicherlich keinen entscheidenden Einfluß auf die Abundanzen der Sporen im Sediment haben. Für deren Abnahme im Verlaufe des Winters sind andere Faktoren von größerer Bedeutung (siehe vorherigen Abschnitt).

7.2 Auskeimung und Entwicklung

Im ersten Kapitel der Diskussion sind die Mechanismen, die zur Freisetzung, Verbreitung und Ansiedlung von *Enteromorpha*-Sporen führen, beschrieben worden. Dabei wurde einerseits gezeigt, welche Möglichkeiten der Ausbreitung diese Algen-Gattung hat, zum anderen wurde aber auch gezeigt, durch welche Faktoren sich die Abundanz der Sporen im Verlauf der Zeit verringern kann. Die Untersuchungen im Königshafen zeigten, daß selbst in einem Gebiet wie dem Möwenberg-Watt, in dem sich im Sommer 1993 nur wenige Pflanzen von *Enteromorpha* befanden (Kapitel 6.3.2.1), große Mengen an Sporen produziert worden sind (Kapitel 6.1.1). Die Präsenz von Sporen ist im Wattenmeer vermutlich kein Faktor, der die Entwicklung von *Enteromorpha* limitiert. Andererseits sagt die Besiedlung eines Substrates mit Sporen noch nichts über deren Entwicklungsmöglichkeiten zu Keimlingen oder adulten Pflanzen aus. Dies soll Gegenstand dieses zweiten Teiles der Diskussion sein. Einige der behandelten Faktoren werden es erlauben, Rückschlüsse auf die möglichen Ursachen der starken Zunahme der *Enteromorpha*-Bestände im Wattenmeer zu ziehen (siehe Schlußbetrachtung, Kapitel 7.3). Desweiteren wird in diesem Teil aufgezeigt, wodurch trotz reichhaltiger Präsenz von Sporen starke jährliche Schwankungen in den Algenbeständen verursacht werden können. Der Königshafen mit seiner in den Jahren 1992 und 1993 unterschiedlich starken *Enteromorpha*-Entwicklung gibt dafür ein gutes Beispiel.

Begonnen wird dieses Kapitel mit den Entwicklungsmöglichkeiten der *Enteromorpha*-Sporen in Abhängigkeit vom Substrat. Aufgrund der Untersuchungen im Königshafen und bei Keitum wird detailliert auf die besondere Rolle der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* als Keimungssubstrat eingegangen. Danach schließt sich die Diskussion verschiedener abiotischer Faktoren (Licht, Temperatur), der Überwinterung und der Beweidung der Algen an. Abschließend wird auf die Bedeutung der Nährstoffverhältnisse im Wattenmeer für die Entwicklung von *Enteromorpha* eingegangen.

Das Substrat (I): Die Bedeutung von Sandkörnern

Die Bedeutung kleinmaßiger Substrate, wie sie Sandkörner oder die Gehäuse von Wattschnecken darstellen, ist für die Entwicklung von *Enteromorpha* im Wattenmeer in früheren Arbeiten meist nicht berücksichtigt worden. Das Verteilungsmuster der Makroalgen im Wattenmeer ließ sich scheinbar auf die Präsenz größerer Substrate wie Steingründe, Schill oder Muscheln zurückführen (BAUMERT, 1924; LINKE, 1939; KREGER, 1940; NIENHUIS, 1970; KOEMAN, 1975). Die Massenentwicklung von *Enteromorpha* im Wattenmeer zeigt aber deutlich, daß diese Erklärung unbefriedigend ist, da die oben erwähnten Substrate gar nicht in dem dafür notwendigen Umfang zur Verfügung stehen.



FITZGERALD (1978) stellte fest, daß ein Zusammenhang zwischen Wasserströmung, Wellenschlag und der Präsenz von *Enteromorpha clathrata* auf unterschiedlich großen Substraten besteht. Er berücksichtigte dabei jedoch nicht, daß die Substrate gemeinsam mit den Algen verdriften können und so womöglich frei flottierende Matten ausbilden (Kapitel 6.2.15; SCHORIES & REISE, 1993). In dieser Arbeit wurde jedoch gezeigt, daß sowohl dem Substrat Sandkorn als auch dem Substrat Wattschnecke trotz ihrer Kleinheit eine besondere Rolle bei der Entwicklung von *Enteromorpha* im Wattenmeer zukommt. Es zeigten sich aber auch klare Unterschiede in der Bedeutung, die diese beiden Substrate bei der Auskeimung der Sporen spielen. Ein großer Teil der Wattschnecken war in den Bereichen des Königshafens, in denen sie vorkamen, auch tatsächlich mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen (Kapitel 6.2.1 bis Kapitel 6.2.3.1), so wie es zuvor aufgrund der im Winter auf ihnen sitzenden Sporen zu vermuten war (Kapitel 6.1.5). Das Sediment blieb dagegen in seiner Rolle als Keimungssubstrat weit hinter dem zurück, was man aufgrund der in ihm enthaltenen Sporen hätte erwarten können (Kapitel 6.2.3.1 und Kapitel 6.1.5). Welche Bedeutung hat dann aber das Sediment tatsächlich?

DEN HARTOG (1972) mißt dem Auskeimen von *Enteromorpha* auf Sandkörnern nur eine regionale Bedeutung zu. NIENBURG (1927) hingegen hielt das Sediment für einen wesentlichen Faktor bei der Ausbildung sich im Frühjahr bildender *Enteromorpha*-Gürtel im Königshafen. SCHORIES & REISE (1993) fanden wiederum heraus, daß im Frühjahr 1992 Sandkörner nur zu maximal 20 Prozent an der Bildung der *Enteromorpha*-Bestände beteiligt waren und im Schlickwatt sogar bedeutungslos blieben. Die in dieser Arbeit durchgeführten Labor-Untersuchungen zum Auskeimvermögen von *Enteromorpha*-Sporen an verschiedenen großen Sandkörnern erklären die fehlende Präsenz von Keimlingen auf Sandkörnern in Schlickwatten (Kapitel 6.1.6). Schon unter Labor-Bedingungen eignen sich fast nur Sandkörner, die im Durchmesser größer als 250 µm sind, als Keimungssubstrat für *Enteromorpha*-Sporen. Bei den Freiland-Untersuchungen im Königshafen war zudem bereits im Mischwatt ein Auskeimen der Sporen stark eingeschränkt, da feinere Partikel die gröberen vom Licht abschotteten und so eine mögliche Keimung der Sporen unterbanden (Kapitel 6.2.3.1; siehe auch die Sedimentkarten des Königshafens bei AUSTEN [1990]).

Das Sediment hat somit in Schlick- und Mischwatten keine Bedeutung als Keimungssubstrat für *Enteromorpha*, im Sandwatt hingegen muß die Frage zur Zeit offenbleiben, ob das immense Potential an Sporen unter anderen Bedingungen besser ausgenutzt werden könnte als in den Beobachtungsjahren 1992, 1993 und 1990 (Angaben für das Jahr 1990 sind in SCHORIES & REISE [1993] enthalten). Eine Massenentwicklung von *Enteromorpha*, basierend auf einer Auskeimung an Sandkörnern, ist meiner Ansicht nach bei ruhigem Wetter, wenig Sedimentumlagerung und guten Nährstoffbedingungen im Königshafen durchaus

möglich. Es muß jedoch erwähnt werden, daß weite Regionen des Wattenmeeres vorwiegend Sandkörner $< 125 \mu\text{m}$ aufweisen (DIJKEMA, 1989) und somit für die Entwicklung von *Enteromorpha*-Sporen nicht geeignet sind.

Das Substrat (II): Die Bedeutung von Wattschnecken

In dieser Arbeit wurde gezeigt, daß Wattschnecken von wesentlich größerer Bedeutung für das Auskeimen von *Enteromorpha*-Sporen sind als Sandkörner, obwohl auch ihre Größe nur wenige Millimeter beträgt (Kapitel 6.2.1.4). Was unterscheidet sie von dem Substrat Sandkorn und worin liegt ihre Bedeutung für die Bildung dichter *Enteromorpha*-Bestände im Wattenmeer?

Hydrobia ulvae kommt an der nordwesteuropäischen Küste (WALTERS & WHARFE, 1980) in teilweise beträchtlichen Mengen vor. SMIDT (1951) und HUNTER & HUNTER (1962) geben maximale Dichten von 663.000 beziehungsweise 420.000 Wattschnecken m^{-2} an. Im Königshafen lagen ihre Abundanzen während des Untersuchungszeitraumes in Abhängigkeit von der Jahreszeit und dem Standort zwischen 20.000-300.000 Tieren m^{-2} . Unter Berücksichtigung der Abundanz der juvenilen Tiere befanden sich zeitweise sogar weit über eine Million Tiere m^{-2} im Möwenberg-Watt und im Gröning-Watt (Kapitel 6.2.1.3.1; für Abundanzen von *Hydrobia ulvae* in anderen Bereichen des Nordfriesischen Wattenmeeres siehe REISE [1987]). Damit stellen Wattschnecken ein biogenes Substrat dar, dessen Dichte und Verbreitung im oberen Gezeitenbereich von kaum einer anderen Tierart erreicht wird. Im Gegensatz zu den Schalen von *Mytilus edulis* auf Muschelbänken werden die Gehäuse der Wattschnecken nicht von anderen Tieren abgeweidet. Die Aussichten, daß Sporen auf einer Wattschnecke auskeimen, sind somit günstig.

Im Königshafen und bei Keitum waren Wattschnecken unabhängig von der Sedimentzusammensetzung des Gebietes, in dem sie vorkamen, im Frühjahr mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen (Kapitel 6.2.1.1). Wattschnecken ermöglichten selbst in den Schlickwatten eine Keimung von *Enteromorpha*, die aufgrund der Sedimentzusammensetzung sonst ausgeschlossen gewesen wäre. Dies war möglich, weil sich die Schnecken einen Großteil des Tages auf der Sedimentoberfläche befanden. Die Schneckengehäuse waren dort im Gegensatz zu den Sandkörnern nicht mit feinen Schwebstoffen bedeckt, so daß die Sporen ungehindert auskeimen konnten.

Desweiteren zeigte sich, daß der prozentuale Anteil bewachsener Schnecken ein geeignetes Maß war, um im Frühjahr die relative Sporenmenge von *Enteromorpha* aus dem Vorjahr abzuschätzen (Kapitel 6.2.3.1). Dort, wo sich 1991 die dichtesten *Enteromorpha*-Bestände

befanden (REISE, unveröffentlicht), waren im Frühjahr 1992 auch die meisten Schnecken mit Keimlingen bewachsen. Für einen exakteren Vergleich der einzelnen Gebiete miteinander, hätte auch noch die Gehäuselänge der Schnecken berücksichtigt werden müssen, da im Frühjahr größere Tiere häufiger mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen waren als kleinere (6.2.1.4).

Die Abundanz und der Bewuchs von Wattschnecken mit Keimlingen sagt allerdings noch nichts darüber aus, ob sich in einem Gebiet auch wirklich im Sommer dichte *Enteromorpha*-Bestände ausbilden. 1992 kam es aber tatsächlich in den Gebieten, in denen die meisten Schnecken bewachsen waren, zur Bildung dichter Algenmatten (Kapitel 6.2.3.1). Im April 1993 hingegen waren an den Dauerstationen die Abundanzen der Wattschnecken noch höher als 1992, und viele von ihnen waren auch schon mit Keimlingen bewachsen (Kapitel 6.2.1.1 und Kapitel 6.2.1.3.1), doch eine geschlossene *Enteromorpha*-Matte bildete sich im Sommer nur in der Tonnenleger-Bucht. Sowohl im Möwenberg-Watt als auch im Gröning-Watt waren 1993 nur wenige adulte Pflanzen vorhanden.

Verdriftung der Keimlinge mit dem Substrat

Wachsen *Enteromorpha*-Keimlinge auf kleinen Substraten, wie Sandkörnern und Wattschnecken, heran, führt dies bei den im Königshafen herrschenden Gezeitenströmungen dazu, daß die Algen gemeinsam mit ihrem Substrat verdriften (SCHORIES & REISE, 1993). Ohne den *Enteromorpha*-Keimling, der wie ein Segel wirkt, würden größere Sedimentkörner bei diesen Strömungsgeschwindigkeiten normalerweise noch nicht in Bewegung geraten (POSTMA, 1967). Lediglich in dem strömungsarmen Wattgebiet bei Keitum bildeten sich bis zu 20 cm lange *Enteromorpha*-Fäden auf Wattschnecken aus, ohne daß dies zu ihrer Verdriftung führte (Kapitel 6.2.1.5). Welche Konsequenzen kann die Verdriftung der Keimlinge oder juvenilen Pflanzen für die Ausbildung der *Enteromorpha*-Bestände haben?

Treiben die *Enteromorpha*-Keimlinge oder juvenilen Pflanzen mit ihrem Substrat im Gezeitenwasser umher, können sie je nach Strömungs- und Windverhältnissen Gebiete neu besiedeln. Ihre Verankerung kann durch partielles oberflächliches Einsanden oder Bioturbation erfolgen. Letzteres wird im Wattenmeer durch hohe Abundanzen des Wattwurmes *Arenicola marina* begünstigt (CLOKIE & BONEY, 1980 ; REISE, 1983; SCHORIES & REISE, 1993). Die Algen-Thalli rutschen dem Wattwurm passiv in seinen Freßtrichter und werden dadurch im Sediment verankert. Bei der Verdriftung von *Enteromorpha*-Keimlingen und juvenilen Pflanzen besteht andererseits auch die Gefahr, langfristig aus dem oberen Gezeitenbereich, der für ihre Auskeimung geeignet war, entfernt zu werden. Im Königshafen traten nur während eines kurzen Zeitraumes im Jahr vermehrt Keimlinge und juvenile Pflanzen auf (siehe auch nächsten Abschnitt). Die Monate April bis Juni waren diejenigen, die entscheidend für die

mengenmäßige Ausbildung der *Enteromorpha*-Bestände im Königshafen waren. Unter dem Gesichtspunkt der Bedeutung von Verdriftung juveniler Pflanzen wurde der Versuch unternommen, die unterschiedliche Präsenz der Algenbestände im Sommer 1992 und Sommer 1993 anhand von Winddaten zu erklären (siehe Angang Seite XXII - XXIII). Der Grundgedanke war dabei, daß sich die Algenmatten im Königshafen im Herbst meist bei Westwindlagen ausdünnen und aus dem Gebiet hinausgedriftet werden. Gleiches müßte demzufolge auch für die juvenilen Algen-Aggregate in den Monaten April und Mai gelten. Hätte im Frühjahr 1993 starker Westwind geherrscht, so wäre dies ein Hinweis darauf gewesen, warum sich in der Folgezeit so wenig Algen ausbildeten. Im April und Mai 1993 blies der Wind allerdings an 18 beziehungsweise 14 Tagen vorwiegend aus östlichen Richtungen. Sturm aus Westen kam in den beiden Monaten überhaupt nicht vor. Somit schied diese Erklärungsmöglichkeit aus.

Jahreszeitliche Präsenz von Keimlingen

Keimlinge von *Enteromorpha* treten in den gemäßigten Breitengraden in der Regel nur während eines bestimmten Zeitintervalls im Jahr auf (KIM et al., 1991, SCHORIES & REISE, 1993, FLAVIER & ZINGMARK, 1993). Wie die Untersuchungen im Königshafen zeigten, muß der Zeitpunkt der Keimung nicht unmittelbar auf den Sporenfall folgen, sondern kann sich um Monate verzögern. Ein geeignetes Maß, um den Prozeß der Auskeimung bei *Enteromorpha*-Sporen aufzuzeigen, war der prozentuale Anteil bewachsener Wattschnecken (Kapitel 6.2.1.1), während der Bewuchs von Sandkörnern keine Aussagen über den Jahresgang der Keimlinge zuließ (Kapitel 6.2.2). Die Abundanzen bewachsener Sandkörner waren zu gering dafür. Im Königshafen erfolgte die wesentliche Entwicklung der Keimlinge von Mitte April bis Ende Juni. Obwohl an den Dauerstationen Keimlinge mehrerer *Enteromorpha*-Arten vorhanden waren (6.2.3.2), bildete sich stets nur ein gemeinsames Maximum aller Arten im Frühjahr heraus. Bereits im Frühsommer waren die meisten Wattschnecken schon wieder frei von jeglichem *Enteromorpha*-Bewuchs (warum dies so gewesen ist, wird an anderer Stelle diskutiert). Welche Sporen bildeten hauptsächlich die Keimlinge aus, die aus der Wassersäule oder die aus dem Vorjahr?

Bereits im ersten Teil der Diskussion (Kapitel 7.1) wurde auf die Bedeutung überwinternder Sporen eingegangen und darauf hingewiesen, daß im Königshafen im Frühjahr zunächst nur sehr wenige Sporen in der Wassersäule vorhanden waren (Kapitel 6.1.1). 1992 vergingen ungefähr vier Wochen vom Erscheinen der ersten Keimlinge bis hin zur Ausbildung größerer Bestände fertiler Pflanzen. Zu diesem Zeitpunkt war jedoch sowohl im Möwenberg-Watt als auch im Gröning-Watt schon das Maximum der Keimlingsentwicklung erreicht, so daß vermutlich in der gesamten Vegetationsperiode nicht mehr als ein oder zwei Generationen von

Enteromorpha aufgetreten sind. Während des Sommers war die Zunahme der *Enteromorpha*-Biomasse dann nur noch mit einem Längenwachstum der vorhandenen adulten Pflanzen verbunden und nicht mit einer Erhöhung der Anzahl von Individuen.

Bei ein- bis zweijährigen Wattschnecken, die im Sommer, Herbst oder Winter mit *Enteromorpha*-Keimlingen bewachsen waren, bestand keine Möglichkeit festzustellen, aus welchem Jahr die Sporen stammten, während dies beim Bewuchs der juvenilen Schnecken eindeutig war. Im Sommer 1992 waren allerdings nur noch sehr geringe Mengen an Keimlingen auf den Wattschnecken vorhanden. Während im Gröning-Watt und der Tonnenleger-Bucht die Abundanzen der Keimlinge bis zum Ende des Jahres stark abnahmen, war die absolute Anzahl (aber nicht die relative !!!) an Keimlingen im Möwenberg-Watt im Winter genauso hoch wie im vorherigen Frühjahr. Dies war eine direkte Folge der Verdriftung von Wattschnecken in das Gebiet hinein (siehe auch ARMONIES, 1994). Zwar war nur ein geringer Prozentsatz der Schnecken bewachsen, aber durch ihre insgesamt sehr hohe Abundanz, war die Abundanz der Keimlinge auch relativ hoch. In den Wintermonaten wuchsen die Keimlinge nicht zu größeren Pflanzen heran, sondern verharrten auf diesem Entwicklungsstadium bis zum Frühjahr (siehe auch nachfolgenden Abschnitt).

Überwinterung von Keimlingen und adulten Pflanzen

Im bisherigen Teil der Diskussion wurde gezeigt, daß im Königshafen die Überwinterung von *Enteromorpha*-Sporen eine wichtige Voraussetzung für die Ausbildung der Algenbestände im Frühjahr ist. Trotzdem ist sie nicht die einzige Möglichkeit der Entwicklung. Auf weitere Modi der Verbreitung ist bereits am Anfang der Diskussion hingewiesen worden (Abb.31). Im folgenden wird dargelegt, inwiefern diese Faktoren im Königshafen wirksam geworden sind.

Fragmentation von Makroalgen ist weit verbreitet (NORTON & MATHIESON, 1983) und kann durch eine Vielzahl von Faktoren ausgelöst werden. Junge Pflanzen von *Enteromorpha* sind sehr empfindlich und brechen leicht ab. Im Königshafen trugen bis zu zehn Prozent der Schnecken neben intakten *Enteromorpha*-Keimlingen auch basale Reste abgebrochener Keimlinge auf ihrem Gehäuse. Fragmente größerer *Enteromorpha*-Thalli entstanden möglicherweise durch Abfraß von Weidegängern, mechanische Belastung oder durch teilweise Verrottung älterer und eingesandeter Thalli. Sedimentproben, die im März 1993 im Gröning-Watt genommen wurden, enthielten sowohl zahlreiche Fragmente von *Cladophora* sp. als auch von *Enteromorpha*. Welche Bedeutung diese Fragmente im Vergleich zu den Sporen hatten, konnte im Königshafen nicht gezeigt werden, da sich 1993 keine größeren Algenbestände im Gröning-Watt ausbildeten. In der Tonnenleger-Bucht wuchsen jedoch 1993 zeitgleich mit dem ersten Auftreten der Keimlinge auch oberflächlich überwinternde *Enteromorpha*-Thalli zu

großen Exemplaren heran. Möglicherweise ist die Bildung einer dichten Algenmatte in diesem Gebiet auch vollständig über Fragmente möglich.

Es ist bekannt, daß schon wenigzellige Fragmente von *Enteromorpha* spp. in der Lage sind, in der Wassersäule heranzuwachsen oder sich durch Bildung sekundärer Rhizoide erneut an einem Substrat zu befestigen (MÜLLER-STOLL, 1952; DANEGEARD, 1957; EATON et al., 1960; DE SILVA & BURROWS, 1973; MARSLAND & MOSS, 1975; MOSS & MARSLAND, 1976). Die Entwicklung von *Enteromorpha* im Wattenmeer durch überwinternde Fragmente und Keimlinge setzt voraus, daß diese, sofern sie sich nicht an der Oberfläche befinden, ebenso wie ihre Sporen über Monate im Sediment überdauern müssen. Im Labor habe ich dies für *Enteromorpha*-Keimlinge (< 5 mm), die aus dem Königshafen stammten, gezeigt. Eine achtmonatige Dunkelphase (bei 5°C) überstanden die meisten Keimlinge und wuchsen anschließend unter geeigneten Kulturbedingungen zu großen Pflanzen heran.

Die lange Dunkelresistenz von *Enteromorpha* ist somit nicht nur auf ihre Sporen beschränkt, sondern umfaßt auch ältere Stadien und Fragmente. Dadurch existiert eine Vielzahl weiterer Möglichkeiten, wie *Enteromorpha*-Bestände im Frühjahr entstehen können, in denen die direkte Auskeimung über Sporen eingeschränkt ist. Im Königshafen allerdings war die Auskeimung und Verbreitung über Sporen der wichtigste Prozeß bei der Entwicklung von *Enteromorpha*.

Licht (I): Die Lichtverhältnisse am Sedimentboden

In diesem ersten von drei Abschnitten über die Bedeutung des Lichtes für die Auskeimung und Entwicklung von *Enteromorpha* im Wattenmeer, wird an Beispielen aus dem Königshafen dargelegt, welche physikalischen und biogenen Faktoren das Auskeimen und Wachstum beeinflussen.

Nur wenn *Enteromorpha*-Sporen oder Keimlinge dem Licht ausgesetzt sind, können sie sich entwickeln. Bei anhaltender Dunkelheit finden weder bei Sporen (ARASAKI, 1953) noch bei Keimlingen Zellteilungen statt. Sporen, die nicht auf einem lebenden Substrat (wie zum Beispiel *Cerastoderma edule*, *Hydrobia ulvae*) sitzen, sondern sich direkt auf dem Sediment niedergelassen haben, müssen sich in der Phase, in der Keimungsprozesse möglich sind, unmittelbar an der Sedimentoberfläche befinden. Selbst Sporen oder Fragmente, die nur wenige Millimeter tief im Sediment begraben sind (Kapitel 6.1.5), können dort nicht auskeimen. Bei Untersuchungen von KÜHL & JÖRGENSEN (1992) an marinen Sedimentkernen lag die untere Grenze der euphotischen Zone bei 2,2 mm Sedimenttiefe

(Restlicht: $12 \mu\text{E m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$), und die Nachweisgrenze für photosynthetische Aktivität lag zwischen 0,8 - 2,5 mm Sedimenttiefe. Bei einer Wellenlänge von 600 nm waren dort nur noch 0,2 - 0,6 % des Ausgangsstrahlenwertes vorhanden (JÖRGENSEN et al. 1987; PLOUG et al. 1993). In feinen Sedimenten reduzierten sich die Eindringtiefen des Lichtes in das Sediment sogar noch weiter.

Die Umlagerung des Sedimentes, hervorgerufen durch Seegangs- und Strömungsrippel, Erosion, Kolke oder Bioturbation, beeinflusst die Präsenz von *Enteromorpha*-Sporen und Fragmenten an der Sedimentoberfläche. Ist deren Abundanz an der Sedimentoberfläche gering, können sich Umlagerungen positiv auswirken, da möglicherweise eine höhere Anzahl von Sporen und Fragmenten aus tieferen Sedimentschichten an die Oberfläche gebracht wird. Andererseits führen Umlagerungen der Sedimentoberfläche in Wattgebieten wie dem Königshafen, bei denen Schlick-, Misch- und Sandwatten nahe beieinander liegen, zu einer erhöhten Trübung des Wassers, die die Keimung oder das Wachstum hemmen könnte.

Eine große Eindringtiefe des Lichtes in das Wasser ermöglicht Makroalgen-Sporen nur dann eine Keimung auf der Sedimentoberfläche, auf Schill oder auf anderen Substraten, wenn diese nicht durch feine Partikel abgeschirmt werden (MOSS et al., 1973; NORTON, 1978). Bereits in den Mischwatten des Königshafens (zum Beispiel Bereiche des Gröning-Wattes) waren gröbere Sandkörner mit einer dünnen Ton-Schluff-Auflage und Silt verhaftet, so daß ein Auskeimen von *Enteromorpha*-Sporen unterbunden wurde (Kapitel 6.2.2 und Kapitel 6.2.3.1). Eine Ausnahme ließ sich dabei jedoch feststellen, nämlich bei Anwesenheit des Bäumchenröhrenwurmes *Lanice conchilega*. Dieser baut seine Wohnröhren und die aus dem Sediment ragenden Bäumchenkronen selektiv aus den groben Bestandteilen des Sediments zusammen, in einem Mischwatt also aus den Sandkörnern, auf denen potentiell Sporen auskeimen könnten (Kapitel 6.1.6). 1990 lag der Median der Korngröße an einer Station im Außenwatt des Königshafens bei 0,365 mm, der der *Lanice*-Röhren in demselben Gebiet betrug hingegen 0,732 mm (SCHORIES, unveröffentlicht). Während keine Keimlinge von *Enteromorpha* im Sediment nachweisbar waren, befanden sich jedoch welche auf den Kronen der *Lanice*-Röhren, die frei von Ton-Schluff-Partikeln aus diesem herausragten. Hohe Abundanzen von *Lanice conchilega* sind im Wattenmeer nicht selten (WOHLENBERG, 1937; ZIEGELMEIER, 1952; BUHR, 1979) und ein dichter Bewuchs seiner Kronen mit *Enteromorpha* ist bekannt (SCHORIES & REISE, 1993). Im Königshafen ist *Lanice conchilega* 1992 und 1993 jedoch für die Auskeimung von *Enteromorpha*-Sporen nur von lokaler Bedeutung gewesen, da die Bestände von *Lanice* klein und fleckenhaft verteilt waren (siehe auch Kapitel 6.3.2.2).

Ob oberflächennahe Partikel des Sedimentes, auf denen *Enteromorpha*-Sporen sitzen, direkt dem Licht ausgesetzt sind oder nicht, hängt nicht nur von physikalischen Faktoren ab, sondern

wird auch durch verschiedene biologische Prozesse stark beeinflusst. Das Auskeimen von *Enteromorpha* kann durch benthische Diatomeen und Blaualgen oder Planktonblüten reduziert werden. Erstere verfestigen das Sediment durch Produktion von Schleim und schirmen so gröbere Partikel vom Licht ab (WOHLENBERG, 1953; HOLLAND et al., 1974; COLES, 1979). Das Plankton trägt zum einen durch Trübung des Wassers zur Beschattung der Sporen bei und zum anderen durch die Bildung amorpher Mucus-Aggregate, die bei ihrem Absterben entstehen und somit direkt Sporen oder Keimlingen bedecken (MUNDA, 1993).

Abschließend sollte nicht unerwähnt bleiben, daß Kotpillen von Würmern (*Heteromastus filiformis*) oder Schnecken (*Hydrobia ulvae*) im Königshafen (Gröning-Watt) teilweise in so hoher Dichte vorkommen, daß sie das gesamte Oberflächensediment bilden (zum Beispiel im Gröning-Watt; AUSTEN, pers. Mitteilung) und ebenfalls eine direkte Entwicklung von *Enteromorpha* auf Sandkörnern unterbinden können.

Licht (II): Steuerung der Auskeimung, des Wachstums und der Verbreitung über die Lichtmenge

Im vorherigen Abschnitt wurde beschrieben, welche physikalischen und biotischen Faktoren die relative Lichtmenge beeinflussen, die den *Enteromorpha*-Sporen zur Auskeimung zur Verfügung steht, und es wurde gezeigt, unter welchen Bedingungen sie innerhalb kurzer Zeit vom Licht abgeschottet werden können. In diesem Abschnitt wird die Steuerung des Wachstums und der Verbreitung der Algenbestände durch Lichtmenge und Tageslänge beschrieben. Läßt sich die jahreszeitliche Präsenz der *Enteromorpha*-Keimlinge im Königshafen über die zur Verfügung stehende Lichtmenge erklären oder über eine endogene Rhythmik? War die Lichtmenge ein bedeutender Faktor bei der unterschiedlichen Ausprägung der Algenbestände in den Jahren 1992 und 1993?

In den gemäßigten Breiten treten sowohl starke jährliche Schwankungen hinsichtlich der Tageslänge als auch der Lichtstärke auf, wobei letztere direkt durch die Wetterverhältnisse beeinflusst wird und sich somit kurzfristig ändern kann (siehe Anhang Seite XXIV). Die Bedeutung der Tageslänge als Steuerungsgröße für die jahreszeitliche Präsenz einzelner Makroalgen-Arten ist bekannt. Zwei Faktoren müssen dabei jedoch auseinandergehalten werden, einerseits die Lichtdosis, die mit zunehmender Tageslänge größer wird, andererseits die absolute Lichtmenge, die für die Photosynthese vorhanden ist. Die Tageslänge kann ein Umweltsignal für Makroalgen sein, durch den ein bestimmter Entwicklungsprozeß (z.B. Wachstum) eingeleitet werden kann (LÜNING 1986). Circannuale Rhythmik bei mehrjährigen Braunalgen ist von LÜNING & TOM DIECK (1989), TOM DIECK (1991) und SCHAFFELCKE & LÜNING (1993) beschrieben worden. Obwohl im Königshafen ein klarer

jahreszeitlicher Verlauf in der Präsenz von *Enteromorpha*-Keimlingen festgestellt werden konnte (Kapitel 6.2.1), ergaben Laboruntersuchungen keine Anzeichen für eine bestehende endogene Rhythmik der Pflanzen (Kapitel 6.1.8). Bei 15°C waren sowohl unter Kurztag- als auch unter Langtagbedingungen keine signifikanten Unterschiede in der Auskeimung der *Enteromorpha*-Sporen auf den Wattschnecken festzustellen. Dies ist ein sicherer Hinweis, daß die Tageslänge nicht die Keimung von *Enteromorpha* steuert. Dagegen wirkt sich die Lichtmenge sehr wohl auf die Wachstumsraten der Keimlinge aus. Die eigenen Untersuchungen bestätigten Ergebnisse von ARASAKI (1953) und KIM et al. (1991), die zeigten, daß Langtagbedingungen (16 Stunden Licht) oder Dauerlicht zu den höchsten Wachstumsraten von *Enteromorpha* führen.

Bei fünf im Königshafen vorkommenden *Enteromorpha*-Arten stellte LOTZE (1994) bei einer Lichtintensität von $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ eine Lichtsättigung der Algen fest. Steht den Algen auf den Wattflächen solch eine Lichtintensität zur Verfügung, lassen sich demzufolge höhere Wachstumsraten nur noch über die Tageslänge erzeugen. Für die Auskeimung der *Enteromorpha*-Sporen reicht hingegen bei 12 Stunden Licht am Tag eine Lichtstärke von $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ aus (LOTZE, 1994). Messungen, die ich im Königshafen durchgeführt habe, zeigten, daß an einem klaren Sommertag bei Niedrigwasser eine Lichtintensität bis zu $1500 \mu\text{E m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ auf die Wattflächen strahlen kann. Bei auflaufendem Wasser durchdringt jedoch nur noch ein Bruchteil davon die oberen Wasserschichten. LÜNING & DRING (1979) haben bei ihren Untersuchungen auf Helgoland im Juli (Monatsmittel) eine Lichtstärke von $143 \mu\text{E m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ in 2 m Wassertiefe gemessen, im Dezember hingegen betrug sie nur noch $6 \mu\text{E m}^{-2} \text{sec}^{-1}$. Ein Vergleich der Untersuchungen von LOTZE (1994) und LÜNING & DRING (1979) zeigt, daß ein Auskeimen von *Enteromorpha* im Winter im Königshafen zumindest im unteren Gezeitenbereich nicht möglich ist, da dort die Lichtintensität zu gering ist. Bei meinen Untersuchungen fand sie jedoch aufgrund der hohen Wassertrübung auch im oberen Gezeitenbereich nicht statt. Selbst im Sommer dringt das Licht bei weitem nicht so tief in das Wasser ein wie bei Helgoland. Anhand von Tauchuntersuchungen habe ich festgestellt, daß im näheren Umkreis der Insel Sylt unterhalb einer mittleren Tidenhochwasserlinie von 3 m praktisch kein Makroalgenbewuchs mehr vorhanden ist. Das Vorkommen sämtlicher *Enteromorpha* spp.-Bestände war 1992 und 1993 sogar auf den obersten Meter beschränkt. Eine dynamische Tiefenverteilung im Verlauf des Jahres wie sie OHNO & TAKAHASHI (1988) beschreiben, war aufgrund der geringen Tiefenzonierung, in der *Enteromorpha* spp. vorkam, nicht feststellbar. Keimlinge waren jedoch im Frühjahr 1992 auch in den tieferliegenden Bereichen des Königshafens vorhanden, der im Sommer frei von adulten *Enteromorpha*-Thalli war (Kapitel 6.2.3.1). Eine mögliche Erklärung dafür geben Untersuchungen über das Wachstum von *Enteromorpha*-Keimlingen entlang eines Tiefengradienten (FLAVIER & ZINGMARK, 1993). In Übereinstimmung mit LOTZE (1994)

zeigten die beiden Autoren, daß eine relativ geringe Lichtintensität die Auskeimung von *Enteromorpha*-Sporen noch zuläßt, für ihre weitere Entwicklung jedoch nicht ausreicht.

Wie bereits erwähnt, keimte im Königshafen sowohl im Frühjahr 1992 als auch 1993 eine hohe Anzahl von *Enteromorpha*-Sporen auf Wattschnecken aus, doch nur 1992 bildeten sich an allen drei Dauerstationen lockere bis dichte Algenbestände aus. Hing dies mit unterschiedlichen Lichtintensitäten zusammen, die in den beiden Jahren herrschten, und mit der Trübung des Gezeitenwassers? Ein Vergleich der Globalstrahlung zeigt, daß diese 1993 für die Monate Mai und Juni aufgrund geringerer Sonnenscheindauer fast um 20 Prozent niedriger war als 1992 (siehe Anhang Seite XXIV). Die Seston-Gehalte im Gezeitenwasser, die man als Parameter für die Wassertrübung benutzen kann, waren dagegen 1993 höher als 1992 (siehe Anhang Seite XXIV). Für die Entwicklung von *Enteromorpha* im Königshafen stand den verschiedenen Entwicklungsstadien somit 1993 weniger Licht zur Verfügung als im Vorjahr. (siehe Anhang Seite XXIV). Trotzdem können die Unterschiede in der Trübung des Gezeitenwassers und in der Globalstrahlung nicht die einzige Ursache für die Schwankungen der *Enteromorpha*-Bestände in den beiden Jahren gewesen sein. In der Tonnenleger-Bucht entwickelte sich nämlich im Gegensatz zu den beiden anderen Stationen sowohl 1992 als auch 1993 eine dichte Algenmatte von vergleichbar hoher Biomasse.

Licht (III): Algenmatten

Die Bedeutung des Lichts als Kontrollgröße für die Entwicklung von *Enteromorpha* ist im vorherigen Abschnitt diskutiert worden. Eine besondere Lichtsituation ist dann gegeben, wenn sich die einzelnen *Enteromorpha*-Thalli zu dichten Matten zusammenlagern. Für das Jahr 1992 habe ich für den Königshafen eine Nettoprimärproduktion von durchschnittlich 76 g C m^{-2} pro Jahr berechnet (Kapitel 6.3.2.3). Daß dieser Wert allerdings nur eine grobe Schätzung darstellt, weil er aus Biomasse-Daten berechnet wurde, zeigt sich auch, wenn man die Lichtverhältnisse in den *Enteromorpha*-Matten genauer betrachtet. Untersuchungen von GORDON et al. (1980) ergaben, daß das Licht innerhalb einer Matte der Grünalge *Cladophora* sp., schon nach dem obersten Zentimeter soweit abgeschwächt wird, daß der Lichtkompensationspunkt erreicht sein kann. Zu etwas größeren Eindringtiefen von Licht in Algenmatten kamen BACH & JOSSELYN (1978), sie wiesen photosynthetische Aktivität bis in eine Mattentiefe von 3-4 cm nach.

Im Königshafen, wie auch in anderen Wattgebieten, deren Gezeitenwasser einen relativ hohen Anteil an Trübstoffen enthält, wirken die Algenmatten zudem als Sedimentfalle, da sie die Strömungsgeschwindigkeit herabsetzen. Deutlich sichtbar wurde dies durch die zunehmende Verschlickung der Algenmatten im Laufe der Vegetationsperiode. Die Konsequenz daraus

muß eine weitere Herabsetzung des Lichtkompensationspunktes gewesen sein. Vom Hochsommer an trieben im Gröning-Watt (1992) und in der Tonnenleger-Bucht (1992 / 1993) bei Flut nur noch die oberen Lagen der *Enteromorpha*-Thalli auf und konnten das einfallende Licht für ihre Photosynthese nutzen, während der untere Teil der Algenmatte im Lauf der Zeit bakteriell abgebaut wurde. Weiträumig verbreitete dünne *Enteromorpha*-Bestände sind deshalb wesentlich produktiver als geringe Ansammlungen dichter Matten gleicher Biomasse.

Der Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung

Gemeinsam mit der Lichtdosis steigen vom Frühjahr bis zum Sommer auch die Luft- und Wassertemperaturen im Königshafen an und können dann über 20°C liegen (Anhang Seite XXI). In den Wintermonaten sind Temperaturen unter 0°C nicht selten.

Die meisten der im Königshafen vorkommenden *Enteromorpha*-Arten sind eurytherme Arten, die schon bei Temperaturen um den Gefrierpunkt wachsen (BISCHOFF & WIENCKE, 1993; LOTZE, 1994), adult jedoch kurzfristig auch extrem hohe Temperaturen (*Enteromorpha clathrata* bis zu 40°C; FITZGERALD, 1978) beziehungsweise extrem niedrige Temperaturen (*Enteromorpha intestinalis* bis zu -20°C; KYLIN, 1917) überstehen können. Im Königshafen kam es sowohl im Januar 1993 als auch im Februar während der Niedrigwasserphasen zu einem vorübergehenden Einfrieren von Sporen, Keimlingen und überwinternden Thalli. Negative Auswirkungen wurden für keines der Stadien festgestellt.

Der Faktor "Temperatur" spielt sicherlich keine so große Rolle für die fleckenhafte Verteilung von *Enteromorpha* spp. im Wattenmeer wie die Faktoren "Licht" und "Substrat". Die Mächtigkeit der Algenbestände hängt jedoch stark von den jeweils herrschenden Temperaturen ab, da sich die Wachstumsraten der einzelnen Arten um ein Vielfaches steigern lassen, wenn sie sich in ihrem optimalen Temperaturbereich befinden. Meine Untersuchungen, die ich mit einem Gemisch von Sporen verschiedener *Enteromorpha*-Arten durchgeführt habe, ergaben ein optimales Wachstum der sich bildenden Keimlinge in einem Temperaturbereich von 16°C bis 23°C (Kapitel 6.1.7; Angaben für einzelne Arten siehe LOTZE [1994]). Ein Vergleich der Wassertemperaturen von 1992 mit 1993 zeigt, daß diese von Mitte Mai bis Ende August 1992 über 16°C lagen, 1993 hingegen waren sie erst ab der zweiten Juni-Woche höher als 16°C (siehe Anhang Seite XXI). Neben den besseren Lichtbedingungen, die 1992 herrschten, war somit in dem gleichen Jahr auch die Temperatur günstiger für das Wachstum von *Enteromorpha* als 1993.

Die Labor-Experimente zeigten, daß niedrige Temperaturen bei *Enteromorpha*-Keimlingen lediglich ihre Wachstumsgeschwindigkeit mindern, während Temperaturen oberhalb ihres optimalen Wachstumsbereiches zu ihrem Ausbleichen und Absterben führen können (Kapitel 6.1.7). Die juvenilen Stadien von *Enteromorpha* reagieren empfindlicher als die adulten auf Temperaturstreß. Im Gegensatz zum Sublitoral wurden auf den Wattflächen des Königshafens sowohl 1992 als auch 1993 an einzelnen Sommertagen Temperaturen oberhalb von 30°C gemessen. Ein Ausbleichen der Keimlinge in Folge von hohen Temperaturen konnte ich jedoch nicht feststellen. Es bleibt zu bezweifeln, ob eine einzige Ebbphase von 5,5 Stunden (Möwenberg-Watt) ausreicht, um zu einem Absterben der Keimlinge zu führen (siehe auch den nachfolgenden Abschnitt).

Die Bedeutung des periodischen Trockenfallens der Wattflächen für die Entwicklung

Das periodische Trockenfallen während der Ebbphasen ist kennzeichnend für den größten Teil der *Enteromorpha* spp.-Bestände und ihrer Juvenilstadien an der deutschen Nordseeküste. Die Bedeutung des Trockenfallens für die Entwicklung von *Enteromorpha* wird in diesem Abschnitt diskutiert. Insbesondere wird wieder darauf eingegangen wie sich die Jahre 1992 und 1993 voneinander unterscheiden haben, und welche Bedeutung dies für die Entwicklung der Algen gehabt haben könnte.

Die Trockenfallzeit ist für viele Makroalgen eine kritische Größe, die ihre vertikale Position im Gezeitenbereich mitbeeinflusst (DOTY, 1946). In Abhängigkeit von Temperatur, Wind, Luftfeuchtigkeit und aufgrund des geringen Verdunstungsschutzes von *Enteromorpha* kann es zu einem hohen Wasserverlust in ihnen kommen. Mit Ausnahme der vermehrten Sporenfreisetzung wirkt sich dieser Wasserverlust vorwiegend negativ für die Pflanzen aus. Die Überlebensrate von Keimlingen hängt sowohl von ihrem Alter als auch von ihrer Dichte ab. Sieben bis vierzehn Tage alte Keimlinge reagieren unempfindlicher auf Austrocknung als jüngere Stadien (HRUBY & NORTON, 1979). Im einem Labor-Experiment zeigten HRUBY & NORTON (1979), daß ein dichter Bestand von *Enteromorpha*-Keimlingen das Gezeitenwasser besser zurückhält und dadurch nicht so leicht austrocknet, als einzeln stehende Keimlinge. Auf den untersuchten Substraten im Königshafen war ein gegenseitiger Verdunstungsschutz der *Enteromorpha*-Keimlinge allerdings nicht gegeben, da ihre Anzahl pro Fläche zu gering war (Kapitel 6.2.1.2).

TOWNSEND & LAWSON (1972) zeigten experimentell, daß Keimlinge von *Enteromorpha flexuosa* eine maximale Toleranz gegenüber Austrocknung von vier Stunden (25°C, 60-75 % relative Luftfeuchtigkeit) haben. BIEBL (1938, 1956) hingegen kam zum Resultat, daß adulte Pflanzen von *Enteromorpha linza* und *Enteromorpha clathrata* bei einer Luftfeuchtigkeit von

83 - 86% eine vierzehnstündige Phase ohne Wasserbedeckung tolerieren können, *E. clathrata* jedoch nicht, wenn die Luftfeuchtigkeit nur 61% beträgt. Für die Untersuchungen im Königshafen wurde überprüft, ob die Luftfeuchtigkeit die Keimlingsentwicklung von *Enteromorpha* 1992 und 1993 unterschiedlich beeinflußt haben könnte (siehe Kapitel 2.1.1 für die durchschnittlichen Trockenfallzeiten an den Dauerstationen). Dies wäre dann neben den Unterschieden in der Temperatur und dem Licht ein weiterer Faktor, der für die unterschiedlich starke Entwicklung der Algenbestände verantwortlich gewesen sein könnte.

Die von der Wetterstation List gemessene Luftfeuchtigkeit schwankte 1992 und 1993 im Zeitraum von Mai bis Juli zwischen 53 % und 95 %, beziehungsweise 58 und 92 % (siehe Anhang Seite XXV). Im Mai, dem Monat mit dem maximalen Bewuchs der Schnecken mit Keimlingen (Kapitel 6.2.1.1), lag die Luftfeuchtigkeit in beiden Jahren jeweils an zwölf Tagen unter 65 %. Damit schied der Faktor "Luftfeuchtigkeit" als weitere mögliche Einflußgröße auf die unterschiedliche *Enteromorpha*-Entwicklung aus. Wie bereits erwähnt, wurde bei den Freilanduntersuchungen allerdings auch nie ein Ausbleichen der Keimlinge festgestellt. Höchstwahrscheinlich ist dies in Gebieten, in denen die Keimlinge auf einem großflächigen und unbeweglichen Substrat sitzen, von größerem Einfluß, zumal sich die Wattschnecken im Königshafen meistens bei Niedrigwasser im Sediment eingegraben haben oder sich in Gezeitenpfützen aufhielten, so daß für die auf ihnen sitzenden Keimlinge ein anderes Mikroklima geherrscht hat (mit höherer Luftfeuchtigkeit) als großräumig anhand der Daten der Wetterwarte List zu schließen war.

Negative Auswirkungen der Trockenperiode auf die adulten *Enteromorpha* -Pflanzen konnten ebenfalls nicht festgestellt werden. Von den drei Dauerstationen war die im Möwenberg-Watt nicht nur diejenige, die die längsten Trockenfallzeiten aufwies, sondern sie war auch die einzige von den dreien, die 1992 keine dichten Algenmatten ausbildete. Wegen des ungewöhnlich warmen Sommers in jenem Jahr (siehe Anhang Seite XXI), hätte ein negativer Effekt als Folge von Austrocknung dort am ehesten sichtbar sein müssen. Dies war jedoch nicht der Fall. An den anderen beiden Stationen hingegen wurde sowieso schon eine größere Menge des zurücklaufenden Gezeitenwassers zwischen den Algen zurückgehalten, so daß auf diese Weise ein gewisser Verdunstungsschutz erreicht wurde.

Die Bedeutung von Weidegängern

Neben der Bedeutung einiger benthischer Organismen als Substrat für *Enteromorpha* wurde in Kapitel 7.1.2 bereits darauf hingewiesen, daß Weidegänger und Filtrierer ebenfalls einen Einfluß auf die Bildung von *Enteromorpha*-Beständen ausüben können. Im folgenden wird die potentielle Bedeutung von Weidegängern vorgestellt und mit der Situation im Königshafen

verglichen. Eigene Untersuchungen wurden durchgeführt, um zu überprüfen, ob die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* lediglich ein Substrat für *Enteromorpha*-Sporen und Keimlinge darstellt oder ob sie die adulten Stadien auch beweiden kann.

Ebenso wie die Sporen werden auch die juvenilen und adulten Stadien von *Enteromorpha* von zahlreichen herbivoren Organismen beweidet (HAWKINS & HARTNOLL, 1983). Weidegänger (*Idotea* spp.; *Gammarus* spp.; *Littorina* spp.) können Teilbereiche des Felswattes oder des flachen Sublitorals fast völlig frei von fädigen Grünalgen halten (NEWELL, 1958; NICOTRI, 1980; POMEROY & LEVINGS, 1980; LUBCHENCO, 1983; WILLOWS, 1987). Käfigexperimente von LEIN (1980) zeigten, daß sich bei Aussperrung der Strandschnecke *Littorina littorea* innerhalb kurzer Zeit auf den unbeweideten Flächen *Enteromorpha*-Keimlinge ausbreiteten. SUMMERS (1990) berichtet von dem Wegfraß von *Enteromorpha* durch Ringelgänse. Im Königshafen spielen diese allerdings keine Rolle, da sie erst im Herbst nach der hauptsächlichen Vegetationsperiode der Algen in das Gebiet einziehen und dann überwiegend Seegräser abweiden und nicht Grünalgen.

Im Königshafen untersuchten WILHELMSSEN & REISE (1994) sowohl die Verteilung von *Littorina littorea* in der gesamten Bucht als auch deren Bedeutung für die Entwicklung makroskopischer Grünalgen einschließlich *Enteromorpha*. Auf Steinen und Muschelbänken war die Abundanz der Strandschnecken hoch, und es kam dort nicht zur Entwicklung von *Enteromorpha*. Auf den reinen Sand- und Schlickflächen dagegen war die Abundanz von *Littorina* gering und eine Entwicklung von *Enteromorpha* möglich. Auf den Sand- und Schlickflächen des oberen Gezeitenbereiches war die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* der einzige potentielle Weidegänger, der im Königshafen in hohen Abundanzen vorkam. Nach Untersuchungen von NEWELL (1965) und GREEN (1977) frißt *Hydrobia ulvae* an adulten *Enteromorpha*-Thalli. Meine Untersuchungen kamen zu einem gegenteiligen Ergebnis (Kapitel 6.3.1). Unabhängig vom Alter und der Abundanz der im Experiment benutzten Tiere fand während der zwölf-tägigen Versuchsphase keine Beweidung der angebotenen Thallusbruchstücke statt. In einem früheren Experiment wurde bereits gezeigt, daß *Enteromorpha*-Keimlinge nicht effektiv von den Wattschnecken beweidet werden (SCHORIES, 1991).

Hat sich in einem Teilbereich des Wattenmeeres erst einmal eine Algenmatte ausgebildet, so kann diese während ihrer Vegetationsperiode kaum noch von herbivoren Organismen effektiv abgeweidet werden, auch wenn deren Abundanzen steigen. Verschiedene Untersuchungen zeigten, daß die Beweidung stets geringer war als die Wachstumsgeschwindigkeit der Algen. HYLLEBERG & HENRIKSEN (1980) errechneten, daß der bedeutendste Herbivore in ihrem Untersuchungsgebiet, der Polychaet *Nereis brandti*, lediglich ein bis zehn Prozent der vorhandenen Grünalgenmatte reduzieren konnte. In einer Matte von *Ulva fenestrata* war der

Amphipode *Eogammarus confervoides* zwischen acht und zwanzig Prozent am Abbau der Algenbiomasse beteiligt (PRICE & HYLLEBERG, 1982).

Im Königshafen von WILHELMSSEN & REISE (1994) durchgeführte Käfigexperimente zeigten, daß *Littorina littorea* adulte *Enteromorpha*-Thalli innerhalb weniger Tage vollständig auffressen kann. Bei einer Algenbedeckung von über 50 Prozent, konnten 50 Schnecken x 2300 cm² die Algenmenge jedoch nicht mehr reduzieren. Ich habe während meiner Untersuchungen im Königshafen allerdings niemals hohe Dichten von *Littorina littorea* in einer *Enteromorpha*-Matte festgestellt. Einige wenige Schnecken, die in den Matten vorkamen, waren stattdessen selber mit *Enteromorpha*-Fäden bewachsen. REISE (unveröffentlicht) berichtete mir jedoch von einer früheren Beobachtung von ihm im Königshafen, bei der er sehr hohe Dichten von *Littorina* am Rand einer kompakten *Enteromorpha*-Matte vorfand. Obwohl *Littorina* bevorzugt *Enteromorpha* frißt, ist ihre Abundanz auf den Sedimentböden des Königshafens zu gering, um im Frühjahr das fleckige und plötzliche Auftreten von *Enteromorpha* und anderen Grünalgen nachhaltig zu verhindern.

	Sporen	Keimlinge	Adulte (geringe Biomasse)	Adulte (hohe Biomasse)
<i>Cerastoderma edule</i>	- Filtrierer	+ Substrat	+ Substrat	+ Substrat (Herzmuschel stirbt)
<i>Mytilus edulis</i>	- Filtrierer	+ Substrat	+ Substrat sek. Verankerung	+ Substrat (Miesmuschel stirbt)
<i>Arenicola marina</i>	- Abweidung	- Einsandung	+ sek. Verankerung	Wattwurm wandert aus
<i>Hydrobia ulvae</i>	+ Substrat, geringe Abweidung	+ Substrat	+ beweidet Aufwuchs	+ beweidet Aufwuchs
<i>Littorina littorea</i>	- Abweidung	- Abweidung	- Abweidung	Abweidung effektlos

Tab. 27: Vorwiegende Effekte von Weidegängern und Filtrierern auf die Entwicklung einzelner *Enteromorpha*-Stadien im Wattenmeer. Zeichenerklärung: - überwiegend negativer Effekt; + überwiegend positiver Effekt.

Die Bedeutung von Weidegängern und Filtrierern für die Entwicklung von *Enteromorpha* darf im Wattenmeer nicht isoliert von den möglichen positiven Auswirkungen betrachtet werden, die die Tiere für andere Entwicklungsstadien von *Enteromorpha* haben können. Innerhalb der bisherigen Diskussion zeigte sich, daß mehrere Vertreter der benthischen Fauna negative Auswirkungen auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium von *Enteromorpha* haben, auf ein anderes jedoch positiv wirken, indem sie diesem als Substrat dienen oder es sekundär verankern (Tab. 27).

Nährstoffe

Als letzter Faktor, der in diesem Kapitel der Diskussion behandelt wird, wird in den folgenden drei Abschnitten auf die Nährstoffverhältnisse des Wattenmeeres eingegangen. Zunächst wird aufgezeigt, daß das zeitlich begrenzte Vorkommen der *Enteromorpha*-Keimlinge im Königshafen, welches in den vorherigen Abschnitten durch andere Faktoren nicht erklärt werden konnte, vermutlich mit der Nitrat-Konzentration in der Wassersäule zusammenhängt. Im zweiten Abschnitt wird erklärt, wie *Enteromorpha* die zur Verfügung stehenden Nährstoff-Konzentrationen nutzt und warum die Entwicklung der adulten Pflanzen im Gegensatz zu den Keimlingen jahreszeitlich nicht so stark eingeschränkt ist. Der letzte Abschnitt beschäftigt sich mit den langfristigen Veränderungen der *Enteromorpha*-Bestände im Wattenmeer. In der Schlußbetrachtung (Kapitel 7.3.1) wird die Massentwicklung von *Enteromorpha* als Folge eines Anstieges der Nährstoffkonzentrationen im Wattenmeer angesehen.

Nährstoffe (I): Bedeutung für das Auskeimen von Sporen im Königshafen

Nur unter Berücksichtigung der Nährstoff-Konzentrationen im Sylter Gezeitenwasser bieten sich Erklärungsmöglichkeiten für das jahreszeitlich begrenzte Auftreten von *Enteromorpha*-Keimlingen im Königshafen. Dabei steht Phosphat stets in ausreichendem Maße zur Verfügung und bildet keinen das Wachstum der Keimlinge limitierenden Faktor (siehe Anhang Seite XX). Die Abnahme der Keimlingsabundanzen zum Sommer 1992 hin (Kapitel 6.2.1.1) wurde höchstwahrscheinlich von der schwindenden Nitrat-Konzentration in der Wassersäule beeinflußt (Anhang Seite XIX). Im Sylter Gezeitenwasser ist freies Nitrat in den Sommermonaten praktisch nicht in der Wassersäule vorhanden (SCHNEIDER & MARTENS, 1994). 1992 war bereits in der ersten Juni-Hälfte der Nitrat-Gehalt im Gezeitenwasser von über $60 \mu\text{mol NO}_3^- \text{ Liter}^{-1}$ (Winterwert) auf unter $10 \mu\text{mol NO}_3^- \text{ Liter}^{-1}$ abgesunken. Parallel zur Abnahme des Nitrat-Gehaltes in der Wassersäule ging der Bewuchs der Wattschnecken mit *Enteromorpha* ebenfalls zurück (Abb.32; die Tonnenleger-Bucht blieb aufgrund der Einleitung der Kläranlage unberücksichtigt). Überraschend ist allerdings der frühe Zeitpunkt, zu dem dies

geschah. Der prozentuale Anteil der mit *Enteromorpha* bewachsenen Wattschnecken ging schon zurück, bevor das Nitrat im Wasser vollständig aufgebraucht worden war. Obwohl Anfang Juni 1992 noch deutlich mehr als $10 \mu\text{mol NO}_3^- \text{ Liter}^{-1}$ im Gezeitenwasser enthalten waren, kam es schon zu diesem Zeitpunkt zu einem signifikanten Rückgang der *Enteromorpha*-Keimlinge. Trotzdem ließ sich zeigen, daß die verminderte Auskeimung von *Enteromorpha* auf die Nährstoffsituation zurückzuführen war. Sporen aus dem Freiland ließen sich im Labor auch während der Sommermonate in großen Mengen auskeimen (Kapitel 6.1.1), sofern das Gezeitenwasser aus dem Königshafen mit Nährstoffen angereichert wurde (LOTZE, 1994, eigene Versuche). Es bestand somit tatsächlich ein direkter Zusammenhang zwischen der sommerlichen Nährstoff-Konzentration im Wasser und der Keimung der Sporen.

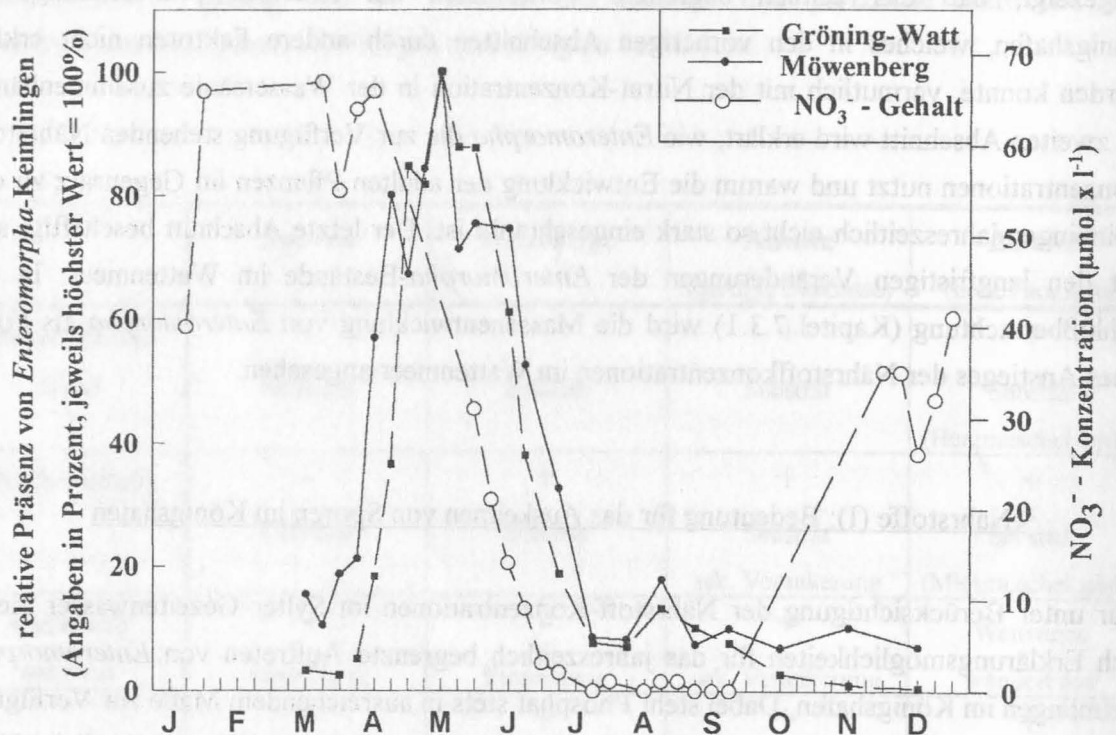


Abb.32: Prozentualer Bewuchs der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* mit *Enteromorpha* im Jahr 1992 an 2 Untersuchungsstandorten sowie die Entwicklung des Nitrat-Gehaltes in der Wassersäule, gemessen am Eingang des Königshafens (MARTENS, unveröffentlicht). Der stärkste Bewuchs der Wattschnecken mit *Enteromorpha* in den beiden Gebieten wurde jeweils als 100 % betrachtet, damit ein direkter Vergleich mit den Nitrat-Werten möglich war.

Anhand des Verlaufes der Nährstoff-Konzentrationen im Wasser zeigt sich, daß der Königshafen, wie zahlreiche andere Gebiete auch (RYTHER & DUNSTAN, 1971; HANSIAK, 1983; SFRISO et al., 1987; LAVERY et al., 1991), im Sommer stickstofflimitiert

ist und die Primärproduktion dadurch begrenzt wird beziehungsweise Keimungsprozesse unterbunden werden. In anderen marinen Bereichen kann hingegen auch Phosphatmangel die Primärproduktion limitieren (CADEE & HEGEMAN, 1993).

Obwohl im sommerlichen Gezeitenwasser des Königshafens kaum Nitrat enthalten ist, gibt es verschiedene Nährstoffquellen, die Stickstoffverbindungen während der Sommermonate freisetzen. Diese werden jedoch unabhängig davon, ob sie aus dem Sediment (HÜTTEL, 1990; CHRISTIANSEN et al., 1992; BRENNAN & WILSON, 1993), aus sich zersetzenden Algenmatten (ZIMMERMANN & MONTGOMERY, 1984; LAVERY & McCOMB, 1991; HANSIAK, 1993) oder aus Fluß- und Regeneinträgen (MALLIN et al., 1993; PIRIOU & MENESGUEN, 1992) stammen, sofort wieder von Mikro- oder Makroalgen aufgenommen und sind in der Wassersäule kaum meßbar. Für eine verstärkte Auskeimung von *Enteromorpha*-Sporen scheinen diese Mengen jedoch nicht auszureichen. Nur hohe Nährstoffkonzentrationen garantieren den Sporen eine rasche Auskeimung und anschließendes schnelles Wachstum (FORD et al., 1983). Im Königshafen fand ein merklicher Anstieg der Nitrat-Konzentrationen erst wieder im Herbst statt. Eine zweite Massenentwicklung von *Enteromorpha* ist dann jedoch nicht mehr möglich, da die vorherrschenden Licht- und Temperaturbedingungen nicht mehr optimal sind. Ein begrenztes Wachstum einzelner Pflanzen und eine vereinzelte Auskeimung von Sporen wurde 1992 und 1993 jedoch festgestellt.

Nährstoffe (II): Die Aufnahme und Verfügbarkeit von Nährstoffen

Im Frühjahr verschaffen die hohe Aufnahmeraten von Nährstoffen (WALLENTINUS, 1984), insbesondere von anorganischem Stickstoff (PRINCE, 1974; KAUTSKY, 1982; OWENS & STEWART, 1983), *Enteromorpha* spp. sowohl kurz- als auch langfristig Vorteile gegenüber dem Mikrophytobenthos und dem Phytoplankton, dessen Aufnahmeraten niedriger liegen (RYTHER & DUNSTAN, 1971). Mikrokosmos-Studien von FONG et al. (1993) zeigten, daß *Enteromorpha*- und benthische Blaualgen-Matten das Wachstum des Phytoplanktons stark vermindern können.

Den im Königshafen bereits im Frühjahr 1992 und 1993 vorhandenen *Enteromorpha*-Pflanzen kam die Speicherung von Stickstoff-Komponenten zugute, da sie diese für ihr späteres Wachstum nutzen konnten. Sowohl Der Anstieg von Temperatur und Tageslänge wirkte sich dabei positiv auf die Nitrat-Aufnahmeraten aus (HARLIN, 1978). Die maximale Biomasse von *Enteromorpha* bildete sich in den beiden Jahren erst in den Monaten Juli und August (Kapitel 6.3.2.1), also zu einem Zeitpunkt, als das Nitrat in der Wassersäule aufgebraucht war, aber Lichtintensitäten und Wassertemperaturen besonders günstig für das Wachstum der Algen waren. Berücksichtigt man, daß im Frühjahr 1992 sowohl die Licht- als auch die

Temperaturbedingungen für die Entwicklung von *Enteromorpha* günstiger waren als 1993 und sich deshalb bereits zu diesem Zeitpunkt mehr Algen auf den Wattflächen befanden, wird klar, daß sich die Unterschiede in der Algenentwicklung zum Sommer hin noch weiter verstärken mußten, als das freie Nitrat aufgebraucht war und sich keine Keimlinge mehr entwickeln konnten. Im Frühjahr entscheidet sich somit, welche Mengen an *Enteromorpha* auf den Wattflächen möglich sind.

Ein Vergleich der Zeiträume, in denen 1992 die *Enteromorpha*-Keimlinge beziehungsweise die adulten Pflanzen ihre maximalen Abundanzen erreichten, macht deutlich, daß erstere stärker von einer Reduzierung des Nitrat-Gehaltes betroffen waren (Kapitel 6.2.1.1 und Kapitel 6.3.2.1).

Neben dem Nitrat stellt das Ammonium eine weitere Stickstoffquelle dar, die von Bedeutung sein kann. Im Königshafen überstieg deren Konzentration in der Wassersäule sowohl 1992 als auch 1993 jedoch im allgemeinen nicht $5 \mu\text{mol NH}_4^{3-} \times \text{Liter}^{-1}$ (siehe Anhang Seite XIX). Sie war somit im Vergleich zu den Nitrat-Werten sehr gering. Eine Ausnahme davon bildeten lediglich die Gebiete, die im Einzugsbereich der Lister Kläranlage liegen oder wo sich dicke *Enteromorpha*-Matten befanden, die aus ihren unteren Schichten Ammonium freisetzen (PARUSEL, unveröffentlicht). In beiden Fällen konnte das freigesetzte Ammonium von intakten *Enteromorpha*-Thalli wieder aufgenommen werden. KAUTSKY (1982) beschreibt jedoch auch negative Auswirkungen auf die Entwicklung von *Enteromorpha* durch extrem hohe Ammonium-Werte. Solche Konzentrationen sind mir vom Königshafen allerdings nicht bekannt.

Nährstoffe (III): Massenentwicklung durch Eutrophierung

Die in häuslichen, industriellen oder landwirtschaftlichen Abwässern enthaltenen Nährstoffe begünstigen das Wachstum und die Massenverbreitung von *Enteromorpha* spp.- und anderen Grünalgen-Arten (FORD et al., 1983; LOWTHION et al., 1985; SOULSBY et al., 1985; SFRISO et al., 1987, 1992; FLETCHER et al., 1990; LAVERY, 1991; REISE & SIEBERT, 1994). Solche Abwässer können deshalb direkt zur Kultivierung der Algen genutzt werden (HOUVENAGHEL & MATHOT, 1983). In einer Aquakultur mit *Enteromorpha intestinalis*, die über einen ständigen Nährstoffeintrag verfügte, ließ sich eine Biomasse von bis zu 5 kg Feuchtgewicht m^2 innerhalb von ein bis zwei Wochen erneuern (PARCHEVSKIJ & RABINOVICH, 1991). OWENS & STEWART (1983) errechneten mit Hilfe von Nährstoffaufnahme-raten von *Enteromorpha*, daß in Abhängigkeit von den einzelnen Jahreszeiten eine theoretische Verdopplung ihrer Biomasse innerhalb von 10 - 50 Tagen möglich ist.

1992 verdoppelte sich die Biomasse von *Enteromorpha* spp. im Königshafen an den drei Dauerstationen innerhalb weniger Wochen von Mai bis zum Juli mehrmals (Kapitel 6.3.2.1). 1993 war diese Entwicklung nur in der Tonnenleger-Bucht zu beobachten. 1992 waren große Bereiche des Königshafens verhältnismäßig dicht mit *Enteromorpha* bewachsen, 1993 dagegen nicht.

Im Wattenmeer sind die Nährstoffwerte langfristig stark angestiegen, und trotz teilweise gegenläufiger Tendenzen sind sie im Winterwasser noch deutlich höher als vor 25 Jahren (MARTENS, 1989a, 1989b; DE JONGE & ESSINK, 1991; MARTENS, 1992; HICKEL et al., 1993). Die Massenentwicklung von *Enteromorpha* und anderen Grünalgen kann als eine direkte Konsequenz daraus angesehen werden. Zwei Untersuchungsjahre im Königshafen reichten jedoch aus, um zu zeigen, daß es in einzelnen Wattenmeerbuchten trotzdem nicht alljährlich zu dichten *Enteromorpha*-Matten kommen muß, da lokal zu viele Faktoren einen starken Einfluß auf die Entwicklung der Algen ausüben. In anderen Gegenden, in denen weniger Faktoren die Entwicklung von Makroalgen beeinflussen, sind die Auswirkungen hoher Nährstoffeinträge lokal stärker und regelmäßiger ausgeprägt (KAUTSKY et al., 1986; WULFF et al., 1986; BADEN et al., 1990; GRAY, 1992). Ändert man im Wattenmeer allerdings den Betrachtungsmaßstab weg von einzelnen Buchten hin zu ganzen Regionen, läßt sich auch dort, trotz der von Jahr zu Jahr starken räumlichen Variabilität der *Enteromorpha*-Bestände, ihr regelmäßiges Massenvorkommen belegen (REISE & SIEBERT, 1994).

7.3 Schlußbetrachtung

In den ersten zwei Kapiteln der Diskussion wurde am Beispiel des Königshafens aufgezeigt, welche abiotischen und biotischen Faktoren die Entwicklung von *Enteromorpha* beeinflussen. Voraussetzung dafür war eine umfassende Kenntnis von der jahreszeitlichen Präsenz der Sporen, Keimlinge und adulten Pflanzen sowie ihrer Entwicklungsmöglichkeiten zu den verschiedenen Jahreszeiten. Erst dadurch konnten die sensiblen Phasen in der Entwicklung von *Enteromorpha* aufgezeigt und mögliche Ursachen benannt werden, die schon kurzfristig zu Änderungen in den Algenbeständen führen können als auch langfristig für deren Massenentwicklung im Wattenmeer mitverantwortlich sind. Dies war die Grundlage für die Erstellung eines Konzeptes für ein mögliches Monitoring von Grünalgen im Wattenmeer.

7.3.1 Kurz- und langfristige Veränderungen

Die Untersuchungen im Sylter Wattenmeer zeigten, daß praktisch zu jeder Jahreszeit im küstennahen oberen Gezeitenbereich irgendwelche *Enteromorpha*-Stadien vorhanden sind, seien es nun Fortpflanzungsstadien in der Wassersäule, Sporen und Fragmente im Sediment, festsitzende oder driftende Thalli. Die Verfügbarkeit dieser Stadien stellt zur Zeit, großräumig betrachtet, sicherlich kein Nadelöhr in der Entwicklung von *Enteromorpha* bis hin zu einer dichten Algenmatte dar. Im Gegenteil, in den Sedimenten sind Kapazitäten von Entwicklungsstadien vorhanden, die in diesem Maßstab für das Wattenmeer bisher nicht bekannt waren. Doch wie war die Situation vor fünfzig bis einhundert Jahren? Aufgrund der Untersuchungen von NIENBURG (1927) und KORNMAN & SAHLING (1948-1958, unveröffentlicht) kann davon ausgegangen werden, daß *Enteromorpha* auch schon früher dort, wo sie vorkam (zum Beispiel im Königshafen), große Mengen an Sporen produziert hat. Dies führte jedoch nie zu ihrer Massenentwicklung. Damit scheidet die Verfügbarkeit von *Enteromorpha*-Entwicklungsstadien als Grund für den allgemeinen Anstieg der Grünalgen-Bestände mit hoher Wahrscheinlichkeit aus.

Zahlreiche Interaktionen finden zwischen dem Makrozoobenthos und *Enteromorpha* statt. Fraßdruck durch Weidegänger und Filtrierer, Anheftungsmöglichkeiten an ein biogenes Substrat und sekundäre Verankerung durch Bioturbation sind nur einige Beispiele, wie die Präsenz von *Enteromorpha* durch Schwankungen der Abundanzen benthischer Organismen beeinflusst wird. Veränderungen in der Zusammensetzung des Makrozoobenthos können lokal zu drastischen Schwankungen der *Enteromorpha*-Bestände führen, ihren derartigen Anstieg im Wattenmeer erklären sie jedoch nicht. Es ist zwar bekannt, daß sich während der letzten einhundert Jahre das Aussehen des Wattenmeeres in Bezug auf das Makrozoobenthos verändert hat und ein Anstieg ihrer Biomasse stattgefunden hat (REISE et al., 1989; REISE

1990, 1994; BEUKEMA, 1991; MICHAELIS & REISE, 1994). Diese Veränderung kann sich aber nicht in einem solchen Maße vollzogen haben, daß sie weiträumig in Relation zu dem Anstieg von *Enteromorpha* gesetzt werden könnte. Dichte Vorkommen einzelner benthischer Organismen, die für *Enteromorpha*-Sporen ein geeignetes Substrat darstellen oder ihre Entwicklung auf andere Art fördern, hat es auch schon in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts gegeben ohne zu einer Massenentwicklung der Algen zu führen (THAMDRUP, 1935; WOHLLENBERG, 1937; LINKE, 1939). Eine allgemeine positive Förderung von *Enteromorpha* durch die Zunahme einiger Vertreter des Makrozoobenthos hat aber sicherlich während der letzten 50 Jahre stattgefunden.

Starke Schwankungen des Wetters mit sehr heißen Monaten, mäßigkalten Wintern bis hin zu völlig verregneten Sommern und extrem kalten Wintern hat es schon in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts gegeben, auch wenn sich langfristig Veränderungen des Klimas andeuten. Historisch gesehen läßt sich die Zunahme von *Enteromorpha* anhand von Wetterdaten nicht erklären. Jährliche oder auch periodische Wetterschwankungen sind allerdings ein gutes Hilfsmittel, um heutzutage zu erklären, warum in einem Jahr nur wenige *Enteromorpha*-Matten die Wattflächen bedecken, in einem anderen Jahr hingegen Massenentwicklungen stattfinden. Die Unterschiede in der Ausprägung der *Enteromorpha*-Bestände im Königshafen in den beiden Untersuchungsjahren 1992 und 1993 waren wahrscheinlich wetterbedingt, da sich bei den anderen untersuchten Faktoren keine Hinweise finden ließen, warum die Entwicklung von *Enteromorpha* in den beiden Jahren so unterschiedlich verlaufen konnte (Tab.28; siehe auch Anhang Seite XIX-XXVI). Die Konstanz der Grünalgenmengen in der Tonnenleger-Bucht in den Jahren 1992 und 1993 steht nur scheinbar im Widerspruch zur Annahme, daß das Wetter für die in den beiden anderen Gebieten unterschiedliche Ausprägung der Algenbestände verantwortlich war. In der Tonnenleger-Bucht war die Entwicklungsmöglichkeit von *Enteromorpha* wesentlich besser als in den beiden anderen Gebieten, da die Ausbildung der Algenbestände nicht allein von der erfolgreichen Auskeimung der Sporen abhing, sondern zahlreiche überwinternde Thalli vorhanden waren, die kurzfristig auf jegliche positive Wetteränderung mit Wachstum reagieren konnten.

Zwei Faktoren haben sich jedoch langfristig im Wattenmeer verändert, beide wirken aber bezüglich der Entwicklungsmöglichkeiten von *Enteromorpha* in entgegengesetzte Richtungen. Zum einen sind die Nährstoff-Konzentrationen im Wattenmeer seit fünfzig Jahren stark angestiegen, zum anderen haben sich die Lichtverhältnisse im Gezeitenwasser wahrscheinlich verschlechtert. Für die Abnahme der Eindringtiefe des Lichtes in das Gezeitenwasser gibt es jedoch nur indirekte Nachweise.

	betrachteter Zeitraum	1992	1993
biotische Faktoren:			
Auskeimung von Sporen	Mitte April	gut	gut
Verfügbarkeit des Substrates	März - April		signifikant höher
Fraßdruck	Frühjahr	gering	gering
abiotische Faktoren:			
Nährstoff-Gehalt in der Wassersäule	Frühjahr	hoch	hoch
Globalstrahlung am Boden	Mai - Juli	16 % höher	-
Seston-Gehalt in der Wassersäule	Frühjahr, Herbst, Winter	-	höher
Lufttemperatur	Mai-Juli	17 % höher	-
Wassertemperatur	Mai-Juli	9 % höher	-
Tage mit einer Regenmenge über 1 mm	Mai-Juli	9	24
Tage mit einer relativen Luftfeuchtigkeit unter 65 %	1.-15.Mai (Mai-Juli)	0 (33)	8 (18)
Tage mit vorwiegend westlichen Winden (181-359°)	Mai (Juni; Juli)	15 (14; 19)	12 (24;24)
Tage mit Windstärken über 6 m x sec ⁻¹	Mai (Juni; Juli)	22 (14; 16)	21 (16; 20)
Präsenz von <i>Enteromorpha</i>	Mai-Oktober	hoch	niedrig

Tab.28: Gegenüberstellung einzelner abiotischer und biotischer Faktoren, die die unterschiedliche Entwicklung der *Enteromorpha*-Bestände im Königshafen in den beiden Jahren 1992 und 1993 beeinflusst haben können. Daten: a) biotische Faktoren: diese Arbeit; b) Nährstoffdaten, Seston-Gehalt: MARTENS, unveröffentlicht; c) Wetterdaten: Wetterwarte List.

Zum einen ist als Indiz für eine gesunkene Eindringtiefe des Lichts in das Wasser das Verschwinden von Rotalgen aus den etwas tieferen Bereichen des Sublitorals (in den 30er Jahren bis in etwa 8 m Wassertiefe vorkommend) zu nennen, zum anderen die Zunahme an Trübstoffen im Gezeitenwasser, hervorgerufen durch stärkere Wasserbewegungen in Folge von Vordeichungen, Dämmen und Fahrwasservertiefungen. Ein Beispiel für einen veränderten

Sedimenttransport im Gezeitenwasser in Folge von Baumaßnahmen stellen die Wattflächen entlang des Hindenburg-Dammes bei Sylt dar, die bereits wenige Jahre nach dem Bau des Dammes stark verschlickten (WOHLENBERG, 1953). Welchen bedeutenden Einfluß die Lichtbedingungen und der Gehalt an Sinkstoffen im Wasserkörper als Regelgrößen für die Entwicklung und jährlichen Schwankungen der *Enteromorpha*-Bestände haben, wurde bereits ausführlich diskutiert. Als langfristig positive Regelgröße für die Massenentwicklung von *Enteromorpha* im Wattenmeer kann letztendlich nur der Anstieg der Nährstoffkonzentrationen in der Wassersäule genannt werden. Alle anderen Faktoren sind, sowohl historisch betrachtet als auch gegenwärtig, nur in der Lage, lokale Veränderungen aufzuzeigen, auch wenn diese dann recht dramatisch sein können.

Es ist um so bedenklicher, daß heutzutage Massenentwicklungen von *Enteromorpha* und anderen Grünalgen im Wattenmeer stattfinden, obwohl sich ihre Wachstumsbedingungen vermutlich aufgrund der geringeren Eindringtiefen des Lichts ins Wasser verschlechtert haben. Es bleibt offen, welche Mengen an Makroalgen wir heutzutage im Wattenmeer vorfinden würden, wenn keine Trübung des Wassers stattgefunden hätte.

7.3.2 Monitoring

Solange die Nährstoffkonzentrationen in der Wassersäule auf einem ähnlich hohen Niveau bleiben wie heutzutage, kann kurzfristig kaum ein Rückgang der *Enteromorpha*-Bestände erwartet werden. Langfristige Tendenzen ihrer weiteren Entwicklung können nur dann aufgezeigt werden, wenn es gelingt, diese von den natürlichen starken jährlichen Schwankungen der Bestände zu trennen. Dazu wird ein Monitoring empfohlen, das zwei aufeinander aufbauende Ansätze verfolgt. Die Auswahl der zu erfassenden Parameter begründet sich auf die vorherigen Kapitel der Diskussion und auf den Ergebnisteil (Kapitel 6). Es wird deswegen empfohlen, diese Kapitel zuerst zu lesen. Im folgenden werden deshalb nur kurze Anmerkungen zu der vorgeschlagenen Vorgehensweise gemacht.

Das Erkennen jährlicher Schwankungen:

In räumlich begrenzten Untersuchungsgebieten, wie zum Beispiel eingeschlossenen Buchten, lassen sich an einzelnen Stationen die Ursachen für die jährlichen Schwankungen der *Enteromorpha*-Bestände herausarbeiten. Unabhängig davon, ob sich das Monitoring nur auf das Nordfriesische oder das Ostfriesische Wattenmeer bezieht oder ob das gesamte Wattenmeer betrachtet wird, sollte mindestens in drei Untersuchungsgebieten gearbeitet werden, von denen bekannt ist, daß dort innerhalb der letzten zehn Jahre wiederholt

auftretende Massenentwicklungen von *Enteromorpha* stattgefunden haben. In den Gebieten sollten folgende Parameter gemessen und Beobachtungen notiert werden:

1) Regelmäßige Erfassung der Biomasse von *Enteromorpha* und anderen Grünalgen. Von Mitte April bis Ende August sollte jede zweite Woche eine Probenahme mit sechs bis zehn Parallelen erfolgen. Im übrigen Zeitraum genügen monatliche Probenahmen. Die Biomasse ist als Trockengewicht anzugeben (zur Methode und Probenahmegröße siehe Kapitel 4.6). Die Erfassung weiterer Grünalgen-Gattungen, insbesondere der Gattungen *Chaetomorpha*, *Cladophora* und *Ulva*, ist notwendig, da Massenentwicklungen von ihnen ebenfalls bekannt sind und sie mit *Enteromorpha* in Konkurrenz um die verfügbaren Nährstoffe treten können. Es ist also möglich, daß in einem Jahr die *Enteromorpha*-Bestände deswegen geringer ausgeprägt sind, weil sich andere Algen-Gattungen entwickelt haben. Von Mitte Mai bis Mitte September sollte zumindest einmal im Monat festgestellt werden, welches die dominanten *Enteromorpha*-Arten im Gebiet sind. Die Arten-Zusammensetzung kann sich im Laufe der Vegetationsperiode ändern (Kapitel 6.2.3.2).

Bei den regelmäßigen Probenahmen ist weiterhin darauf zu achten, ob sich sowohl kurzfristig als auch langfristig die Sedimentbeschaffenheit des Gebietes verändert. Ist beispielsweise eine zunehmende Verschlickung des Gebietes feststellbar, kann dies unmittelbare Folgen für das Auskeimen der Sporen haben. Aus den gleichen Gründen sollte notiert werden, ob sich im Frühjahr Diatomeen-Rasen oder Blaualgen auf der Sedimentoberfläche befinden, da diese aktiv den Anteil an Feinmaterial auf der Sedimentoberfläche erhöhen und zudem zur Beschattung am Sediment sitzender *Enteromorpha*-Sporen beitragen.

2) Wenn möglich sollte jährlich Mitte März das Auskeimpotential der überwinternden Sporen festgestellt werden (zur Methode siehe Kapitel 4.2 und Kapitel 4.4). Zur Bestimmung des Auskeimpotentials können je nach Wattgebiet *Enteromorpha*-Sporen direkt aus Sedimentproben kultiviert werden oder es müssen dazu biogen geformte Substrate (siehe auch nachfolgenden Absatz) gesammelt werden, um potentiell an ihnen haftende Sporen zu kultivieren. Um eine Vorstellung über die Größenordnung des Auskeimpotentials zu bekommen, empfiehlt es sich, vorweg einen Vergleich zwischen Standorten mit keinem, geringen und dichten sommerlichen *Enteromorpha*-Vorkommen durchzuführen (Kapitel 6.1.5).

Desweiteren sollte ebenfalls im März festgestellt werden, ob und in welcher Menge überwinternde Thallus-Fragmente im Sediment vorhanden sind (Kapitel 6.2.3.2). Die Präsenz adulter überwinternder Stadien wird dagegen über die Beprobung ihrer Biomasse erfaßt (siehe vorherigen Abschnitt).

3) Die Verfügbarkeit der potentiell geeigneten Substrate und Verankerungsmöglichkeiten für *Enteromorpha* spp. ist jährlich im April zu erfassen. Als potentielles Substrat sollten folgende Organismen berücksichtigt und ihre jeweilige Abundanz erfaßt werden:

Hydrobia ulvae
Cerastoderma edule
Mytilus edulis
Lanice conchilega

Es sind ebenfalls Angaben über die Größenverteilung der Organismen zu machen.

Im Gebiet sollte darüberhinaus notiert werden, in welcher Menge Seegräser (im Sommer), Muschelschill und Steine vorkommen.

Für die sekundäre Verankerung driftender *Enteromorpha* spp.-Thalli können folgende Organismen von Bedeutung sein:

Mytilus edulis
Arenicola marina

4) *Littorina* spp. sind Weidegänger, die bei hoher Abundanz einen erheblichen Einfluß auf die Auskeimung von *Enteromorpha* spp.-Sporen haben können (zum Beispiel auf Miesmuschelbänken). Ihre Abundanz sollte in den Untersuchungsgebieten mindestens einmal jährlich im April erfaßt werden, wünschenswert wäre jedoch eine Wiederholung der Zählung im Sommer unter Berücksichtigung der dann vorhandenen juvenilen Schnecken.

5) Je nach Gebiet sollte im Winterzeitraum in zwei bis drei aufeinanderfolgenden Wochen die Nährstoff-Konzentrationen bei auf- und ablaufendem Wasser gemessen werden. Die zweite beziehungsweise dritte Messung ist notwendig, um so gegebenenfalls fehlerhafte Messungen oder ungewöhnliche Abweichungen von der normalen Konzentration der Nährstoffe aufdecken zu können. Die Messungen sind in dem Monat mit der höchsten winterlichen Nährstoff-Konzentration durchzuführen (im Königshafen ist dies der Januar).

6) In den Untersuchungsgebieten sollten automatisierte Dauermessungen von Licht und Temperatur durchgeführt werden. Die Meßgeräte sollten auf der Sedimentoberfläche befestigt sein und in dem Bereich ausgebracht werden, in dem eine Entwicklung von *Enteromorpha* spp. zu erwarten ist. Die Geräte werden also regelmäßig überflutet.

7) Sofern möglich sollten folgende Wetterdaten (eventuell verfügbar durch kontinuierliche Messungen einer Wetterstation) erfaßt werden:

Windrichtung
Windgeschwindigkeit
Niederschlagsmenge
Sonneneinstrahlung

Das Erfassen langfristiger Veränderungen:

Im gesamten Wattenmeer sollte in regelmäßigen Abständen die flächenhafte Ausbreitung von *Enteromorpha* spp. und anderer Grünalgen während der Sommermonate mit Hilfe von Flugbeobachtungen dokumentiert werden. Es wird vorgeschlagen, monatliche Kartierungen von Juni bis August durchzuführen. Die Flughöhe sollte zwischen 150 und 300 m liegen.

Daten-Auswertung und weitere Empfehlungen

Bei der Auswertung der Daten ist zu beachten, daß sich langfristige Veränderungen nur dann aufzeigen lassen, wenn auch wirkliche lange Zeiträume miteinander verglichen werden. Darunter verstehe ich Zeiträume von mindestens zehn Jahren, das heißt zum Beispiel ein Vergleich der Situation der Jahre 1990-2000 mit den Jahren 2000-2010. Eine andere Möglichkeit der Daten-Auswertung liegt in der statistischen Analyse von Zeitreihen. Ein Monitoring-Programm, das auf einen kürzeren Zeitraum als 20 Jahre ausgelegt ist, sollte allerdings konsequent abgelehnt werden, da dieses für die wissenschaftliche Bewertung langzeitlicher Veränderungen nicht geeignet ist.

Worauf mögliche Veränderungen in einem Gebiet beruhen, läßt sich mit Hilfe der erfaßten Parameter mit ziemlich großer Sicherheit aufzeigen. Ebenso kann man Angaben über die Stabilität der Veränderung machen und erklären, ob es sich dabei um eine natürliche oder anthropogen beeinflusste Veränderung handelt. Eine Ursache für eine mögliche Zunahme der *Enteromorpha* spp.-Bestände aufgrund natürlicher Veränderungen kann eine Verringerung des Beweidungsdruckes sein (beispielsweise verursacht durch natürliche Schwankungen der *Littorina* spp.-Dichten auf Miesmuschelbänken). Durch die Flugkartierungen wird deutlich, ob es sich um eine lokale Veränderung der *Enteromorpha*-Bestände handelt oder um einen allgemeinen Trend.

8 LITERATURVERZEICHNIS

- AMSLER, C. D., REED, D. C., NEUSHUL, M.** (1992). The microclimate inhabited by macroalgal propagules. *Br. phycol. J.* 27: 253-270.
- AMSLER, C. D., SEARLES, R. B.** (1980). Vertical distribution of seaweed spores in a water column offshore of North Carolina. *J. Phycol.* 16: 617-619.
- ANDERSON, E. K., NORTH, W. J.** (1966). In situ studies of spore production and dispersal in the giant kelp, *Macrocystis*. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 5: 73-86.
- ARASAKI, S.** (1953). An experimental note on the influence of light on the development of spores of algae. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.* 19: 466.
- ARMONIES, W.** (1994). Drifting meio- and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Königshafen: a review. *Helgoländer Meeresunters.* 48: 299-320.
- ASMUS, R., ASMUS, H.** (1991). Mussel beds: limiting or promoting phytoplankton?. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 148: 215-232.
- AUSTEN, I.** (1990). Geologisch-Sedimentologische Kartierung des Königshafens (List auf Sylt) und Untersuchung seiner Sedimente. Diplom-Arbeit, Kiel.
- AUSTEN, I.** (1992). Geologisch-sedimentologische Kartierung des Königshafens (List / Sylt). *Meyniana* 44: 45-52.
- BACH, S. D., JOSSELYN, M. N.** (1978). Mass bloom of the alga *Cladophora prolifera* in Bermuda. *Mar. Pollut. Bull.* 9: 34-37.
- BADEN, S. P., LOO, L., PIHL, L., ROSENBERG, R.** (1990). Effects of eutrophication on benthic communities including fish: Swedish West Coast. *Ambio* 19: 113-122.
- BAUMERT, P.** (1924). *Enteromorpha* auf *Balanus* auf *Cardium*, eine häufige Lebensgemeinschaft des Büsumer Wattenmeeres. *Schrift. Süßwasser- u. Meereskunde, Büsum* 2: 175-177.
- BAYERL, K.-A.** (1992). Zur jahreszeitlichen Variabilität der Oberflächensedimente im Sylter Watt nördlich des Hindenburgdammes. *Berichte Forsch.- Technologiezentrum Werstküste Univ. Kiel* 2: 1-134.
- BEUKEMA, J. J.** (1991). Changes in composition of bottom fauna of a tidal-flat area during a period of eutrophication. *Mar. Biol.* 111: 293-301.
- BIEBL, R.** (1938). Trockenresistenz und osmotische Empfindlichkeit der Meeresalgen verschiedener tiefer Standorte. *Jahrb. wiss. Bot.* 86: 350-386.

- BIEBL, R.** (1956). Zellphysiologisch-ökologische Untersuchungen an *Enteromorpha clathrata* (Roth) Greville. Ber. dt. bot. Ges. (Berlin) 69: 75-86.
- BISCHOFF, B., WIENCKE, C.** (1993). Temperature requirements for growth and survival of macroalgae from Disko Island (Greenland). Helgoländer Meeresunters. 47: 167-191.
- BLACKER, H.** (1956). The phenology of certain algae at St. Andrew, Five. Trans. Bot. Soc. Edinb. 37: 61-78.
- BLIDING, C.** (1933). Sexualität und Entwicklung bei *Enteromorpha*. Sv. Bot. Tidskr. 27: 233-256.
- BLIDING, C.** (1963). A critical survey of European taxa in Ulvales. I. Opera botanica a Societate botanica lundensi 8: 5-160.
- BORTZ, J., LIENERT, G. A., BOEHNKE, K.** (1990). Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Springer-Verlag, Berlin. 939 Seiten.
- BRENNAN, M. T., WILSON, J. G.** (1993). Nutrient exchange between the sediment and the overlying water on the intertidal mudflats on the Shannon estuary. Arch. Hydrobiol. 3/4: 423-450.
- BUHR, K. J.** (1979). Eine Massensiedlung von *Lanice conchilega* (Polychaeta: Terebellidae) im Weser-Ästuar. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 17: 101-149.
- BUTTERMOORE, R. E.** (1977). Eutrophication of an Impounded Estuarine Lagoon. Mar. Pollut. Bull. 8: 13-15.
- CADEE, G. C.** (1976). Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 10: 440-460.
- CADEE, G. C., HEGEMAN, J.** (1993). Persisting high levels of primary production at declining phosphate concentrations in the Dutch coastal area (Marsdiep). Neth. J. Sea Res. 31: 147-152.
- CAREY, A. E., OLIVER, F. W.** (1918). Tidal lands: A study of shore problems. Blackie & son limited, London.
- CHRISTIANSEN, C. ZACHARIAS, I., VANG, T.** (1992). Storage, redistribution and net export of dissolved and sediment-bound nutrients, Vejle Fjord, Denmark. Hydrobiologia 235/236: 47-57.
- CHRISTIE, A. O.** (1973). Spore settlement in relation to fouling. In: Evanston, R. F. Acker, B.F. Brown, J. R. De Palma, W. P. Iverson, W.P. Proc. third Int. Congr. mar. Corrosion and Fouling. Northwestern Univ. Press.: 674-681.
- CHRISTIE, A. O., EVANS, L. V.** (1962) Periodicity in the liberation of gametes and zoospores of *Enteromorpha intestinalis* (Link). Nature, Lond. 4811: 193-194.

- CHRISTIE, A. O., SHAW, M.** (1968). Settlement experiments with zoospores of *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link.. Br. phycol. Bull. 3: 529-534.
- CHRISTIE, A. O., EVANS, C. V., SHAW, M.** (1970). Studies on the ship fouling alga *Enteromorpha*. Ann. Bot. 34: 451-466.
- CLOKIE, J. J. P., BONEY, A. D.** (1980). The assessment of changes in intertidal ecosystems. In: J. H. Price, D. E. Irvine, G. Farnham. The shore environment. Vol. 2 Ecosystems. Academic Press, London & New York: 609-675.
- COLES, S. M.** (1979). Benthic microalgal populations on intertidal sediments and their role as precursors to salt marsh development. In: R. L. Jeffries, A. J. Davy. Ecological processes in coastal environments. Blackwell Sci. Publ., Oxford: 25-42.
- COON, D., NEUSHUL, M., CHARTERS, A. C.** (1972). The settling behaviour of marine algal spores. Proc. Int. Seaweed Symp. 7: 237-242.
- DANEGEARD, P.** (1957). Faculte de regeneration et multiplication vegetative chez lez Enteromorphes. C. r. hebd. Sèanc. Acad. Sci., Paris 244: 2454-2457.
- DAYTON, P. K.** (1973). Dispersion, dispersal and persistence of the annual intertidal alga *Postelsia palmaeformis* Ruprecht. Ecology 54: 433-438.
- DIJKEMA, K. S.** (1989). Habitats of the Netherlands, German and Danish Wadden Sea. Research Institute for Nature Management, Veth Foundation. Texel, Leiden.
- DILLON, P. S., MAKI, J. S., MITCHELL, R.** (1989). Adhesion of *Enteromorpha* swimmers to microbial films. Microbial. Ecol. 17: 39-47.
- DODDS, K. D., GUDDER, D. A.** (1992). The ecology of *Cladophora*. J. Phycol. 28: 415-427.
- DOTY, M. S.** (1946). Critical tide factors that are correlated with the vertical distribution of marine algae and other organisms along the Pacific coast. Ecology 27: 315-328.
- DUNN, M. D.** (1939). The marine algae of St. Andrews Bay. Trans. Bot. Soc. Edinb. 32: 488-501.
- EATON, J. W., BROWN, J. G., ROUND, F. E.** (1966). Some observations on polarity and regeneration in *Enteromorpha*. Br. phycol. Bull. 3: 53-62.
- FIGGE, K., KÖSTER, R., THIEL, H., WIELAND, P.** (1980). Schlickuntersuchungen im Wattenmeer der Deutschen Bucht. Die Küste 35: 187-204.
- FITZGERALD, Jr., W. J.** (1978). Environmental parameters influencing the growth of *Enteromorpha clathrata* (Roth) J. Ag. in the intertidal zone on Guam. Botanica Mar. 21: 207-220.

FLAVIER, A. B., ZINGMARK, R. G. (1993). Macroalgal recruitment in a high marsh creek of north inlet estuary, South California. *J. Phycol.* 29: 2-8.

FLETCHER, R. L., CUOMO, V., PALOMBA, I. (1990). The "green tide" problem, with particular reference to the Venice Lagoon. *Br. Phycol. J.* 25: 87.

FLETCHER, R. L., CALLOW, M. E. (1992). The settlement, attachment and establishment of marine algal spores. *Br. phycol. J.* 27: 303-329.

FORD, G. S., REES, R. L. G., SOULSBY, P. G., LOWTHION, D. (1983). Nutrient removal trials and bioassay evaluation at Budds Farm Sewage Treatment Works, Havant.. *Wat. Pollut. Contr.* 82: 381-392.

FONG, P., DONOHOE, R. M., ZEDLER, J. B. (1993). Competition with macroalgae and benthic cyanobacterial mats limits phytoplankton abundance in experimental microcosms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 100: 97-102.

GAYRAL, P. (1960). Sur l existence de gametophytes chez *Ulva olivascens* P. Dang. du detroit de Gibraltar. *Botaniste* 44: 85-100.

GEERTZ-HANSEN, O. , SAND-JENSEN, K., HANSEN, D. F., CHRISTIANSEN, A. (1993) Growth and grazing control of abundance of the marine macroalga, *Ulva lactuca* L. in a eutrophic Danish estuary. *Aquat. Bot.* 46: 101-109.

GERBERSDORF, S. (1994). Epifauna in eulitoralen Seegraswiesen des Sylter Wattenmeeres. Diplom-Arbeit, Univ. Heidelberg.

GERLACH, D. (1977). Botanische Mikrotechnik. Thieme Verlag, Stuttgart: 311 Seiten.

GOLDSCHMIDT, P., KÖSTER, R., AUSTEN, I., BAYERL, K. (1993). From the Wanderdünen to the Watt: Coarse-grained aeolian sediment transport on Sylt, Germany. *Z. f. Geomorph.* 37: 171-178.

GOOR, A. C. J. (1923). Die holländischen Meeresalgen. Verhandel. d. Koninkl. Akad. van Wetenschappen. Afdeling Naturkunde. Twedesectie. 23: 1-232.

GORDON, D. M., BIRCH, P. B., McCOMB, A. J. (1980). The effect of light, temperature and salinity on photosynthetic rates of an estuarine *Cladophora*. *Botanica Mar.* 23: 749-755.

GRAY, J. S. (1992). Eutrophication in the sea. In: G.Colombo, I.Ferrari, V.Ceccerelli & R. Rossi. Marine Eutrophication and Populations Dynamics. 25th EMBS. Olson & Olson, Fredensb. Fredensbo: 3-14.

GREEN, A. (1977). The production and utilisation of *Enteromorpha* sp. in the Ythan Estuary. Aberdeenshire. Ph. D. Thesis. Aberdeen Univ..

GUNN, N. FLETCHER, R. L., JONES, E. B. G. (1984). Observations on the strength of attachment of spore and germlings of the marine fouling alga *Enteromorpha*. *Proc. Sixth Int. Congr. mar. Fouling and Corrosion*, Athens: 81-98.

- HANSIAK, D. M.** (1983). The nitrogen relationships of marine macroalgae. In: Nitrogen in the marine environment, Academic Press. Inc.: 699-730.
- HANSIAK, D. M.** (1993). Nitrogen release from decomposing seaweeds: species and temperature effects. *J. appl. Phycol.* 5: 175-181.
- HARDY, F. G., EVANS, S. M., TREMAYNE, M. A.** (1993). Long-term changes in the marine macroalgae of three polluted estuaries in north-east England. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 172: 81-92.
- HARLIN, M. N.** (1971) Nitrate uptake by *Enteromorpha* spp. (Chlorophyceae): Applications to aquaculture systems. *Aquaculture* 15: 373-376.
- HARLIN, M. M., LINDBERG, J. M.** (1977). Selection of substrata by seaweeds. *Mar. Biol.* 40: 33-40.
- HARTOG, C. VAN DEN** (1959). The epilithic algal communities occurring along the coasts of the Netherlands. *Wentia* 1: 1-241.
- HARTOG, C. VAN DEN** (1972). Substratum: plants multicellular plants. In: O. E. Kinne. *Marine ecology Vol.1 Environmental factors, Part 3.* London: Wiley - Interscience: 1277-1289.
- HAWKINS, S. J., HARTNOLL, R. G.** (1983). Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanogr. mar. Biol. a. Rev.* 21: 195-282.
- HICKEL, W., MANGELSDORF, P., BERG, J.** (1993). The human impact in the German Bight: Eutrophication during three decades (1962-1991). *Helgoländer Meeresunters.* 47: 243-263.
- HOEK, C. VAN DEN** (1987) The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. *Helgoländer Meeresunters.* 41: 261-272.
- HOEK, C. VAN DEN, JAHNS, H. M., MANN, D. G.** (1993). *Algen.* Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York: 411Seiten.
- HOFFMANN, A. J., UGARTE, R.** (1985). The arrival of propagules of marine macroalgae in the intertidal zone. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 92: 83-95.
- HOFFMANN, A. J., CAMUS, P.** (1989). Sinking rates and viability of spores from benthic algae in Central Chile. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 126: 281-291.
- HOLLAND, A. F., ZINGMARK, R. G., DEAN, J. M.** (1974). Quantitative evidence concerning the stabilization of sediments by marine benthic diatoms. *Mar. Biol.* 27: 191-196.
- HOUGHTON, D. R., PEARMAN, I., TIERNY, D.** (1973). The effect of water velocity on the settlement of swimmers of *Enteromorpha* spp.. In: Evanston, R. F. Acker, B.F. Brown, J. R. De Palma, W. P. Iverson, W.P. *Proc. thirth Int. Congr. mar. Corrosion and Fouling.* Northwestern Univ. Press: 682-690.

- HOUVENAGHEL, G. T., MATHOT, J. F.** (1983). The production of marine green algae in coastal waters and their culture in ponds enriched with waste waters. In: A. Strub, P. Chartier, G. Schleser. Commission of the European Communities, Luxembourg. 2nd E. C. Conference: ENERGY FROM BIOMASS.. 308-312.
- HRUBY, T., NORTON, T. A.** (1979). Algal colonization on rocky shores in the Firth of Clyde. *J. Ecol.* 67: 65-77.
- HÜTTEL, M.** (1990). Influence of the lugworm *Arenicola marina* on porewater nutrient profiles of sand flat sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62: 241-248.
- HULL, S. C.** (1987). Macroalgal mats and species Abundance: A field experiment. *Estuar. coast. Shelf Sci.* 25: 519-532.
- HUNTER, W. R., HUNTER, M. R.** (1962). On a population of *Hydrobia ulvae* in the Clyde estuary. *Glasgow Naturoksc.* 18: 198-205.
- HURLBERT, S. H.** (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.
- HYLLEBERG, J., HENRIKSEN, K.** (1980). The central role of bioturbation in sediment mineralization and element re-cycling. *Ophelia* 1: 1-16.
- INNES, D. J.** (1987). Genetic structure of asexually reproducing *Enteromorpha linza* (Ulvaes: Chlorophyta) in Long Island Sound.. *Mar. Biol.* 94: 459-467.
- INNES, D. J.** (1988). Genetic differentiation in the intertidal zone in populations of the alga *Enteromorpha linza* (Ulvaes: Chlorophyta). *Mar. Biol.* 97: 9-16.
- ISAKSSON, I., PIHL, L., MONTFRANS, J. VAN** (1994). Eutrophication-related changes in macrovegetation and foraging of young cod (*Gadus morhua* L.): a mesocosm experiment. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 177: 203-217.
- JACOBSEN, N. K.** (1986). The intertidal sediments. *Geografisk Tidsskrift, Kopenhagen* 86: 46-62.
- JONES, W. E., BABB, M. S.** (1968). The motile period of swimmers of *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link. *Br. phycol. Bull.* 3: 525-528.
- JONGE, V. N. DE, ESSINK, K.** (1991). Long-term changes in nutrient loads and primary and secondary productions in the Dutch Wadden Sea. In: M. Elliot, J.-P. Ducrottoy. *Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons.* Olsen & Olsen, Fredensborg: 307-316.
- JONSSON, S.** (1970). Meeresalgen als Erstbesiedler der Vulkaninsel Surtsey. *Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. Sonderb.*: 21-28.

- JÖRGENSEN, B. B. COHEN, Y., MARAIS, D. J. DES** (1987). Photosynthetic action spectra and adaption to spectral light distribution in a benthic cyanobacterial mat. *Appl. env. Microbiol.* 53: 879-886.
- KAMINSKI, E.** (1980). Über Funde von *Enteromorpha jugoslavica* Bliding in der Kieler Förde (westl. Ostsee). *Botanica. mar.* 23: 309-312.
- KAPRAUN, D. F.** (1970). Field and cultural studies of *Ulva* and *Enteromorpha* in the vicinity of Port Aransas, Texas. *Contr. Mar. Sci.* 15: 205-285.
- KAUTSKY, L.** (1982). Primary production and uptake kinetics of ammonium and phosphate by *Enteromorpha compressa* in an Ammonium Sulfate Industry outlet area. *Aquat. Bot.* 12: 23-40.
- KAUTSKY, N., KAUTSKY, H. , KAUTSKY, U., WAERN, M.** (1986). Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since the 1940's indicates eutrophication of the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 28: 1-8.
- KIM, K. Y., AHN, Y. S., LEE, I. K.** (1991). Growth and morphology of *Enteromorpha linza* (L.) J. Ag. and *E. prolifera* (Müller) J. Ag. (Ulvales, Chlorophyceae). *Korean J. Phycol.* 6: 31-45.
- KOEMAN, R. P. T.** (1975). Die Makroflora der Watten, Strände und Riffe um den Hohen Knechtsand in der Wesermündung. Forschungsstelle Norderney, Jahresbericht 1974, 26: 41-52.
- KOEMAN, R. P. T., HOEK, C., VAN DEN** (1982a). The taxonomy of *Enteromorpha* Link., 1820, (Chlorophyceae) in the Netherlands. 1. The section *Enteromorpha*. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 63: 279-330.
- KOEMAN, R. P. T., HOEK, C., VAN DEN** (1982b). The taxonomy of *Enteromorpha* Link., 1820, (Chlorophyceae) in the Netherlands. 2. The section Proliferae. *Cryptogam. Algal.* 3: 37-70.
- KOEMAN, R. P. T., HOEK, C., VAN DEN** (1984). The taxonomy of *Enteromorpha* Link., 1820 (Chlorophyceae) in the Netherlands. 3. The sections Flexuosae and Clathratae, and an addition to the section Proliferae. *Cryptogamie: Algal.* 5: 21-61.
- KORNMAN, P.** (1952). Die Algenvegetation von List auf Sylt. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 4: 55-61.
- KRAMER, H., MEIXNER, R., WILL, K. R.** (1990). Ökologische und fischereiliche Schäden durch Grüntang im Wattenmeer. *Inf. Fischw.* 37,3: 109-111.
- KREGER, D.** (1940). On the ecology of *Cardium edule* L.. *Archivus Neerl. Zool.* 4: 157-200.

- KÜHL, M., JÖRGENSEN, B. B. (1992). Spectral measurements in microbenthic phototrophic communities with a fiber-optic microprobe coupled to a sensitive diode array detector. *Limnol. Oceanogr.* 37: 1813-1823.
- KYLIN, H. (1917). Über die Kälteresistenz von Meeresalgen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 35: 370-384
- KYLIN, H. (1947) Über die Lebensdauer der Zygoten von *Ulva lactuca*. *Kungl. Fysiografiska Sällskapets I Lund Forhandlingar* 17: 170-173.
- LAVERY, P. S., LUKATELICH, R. J., McCOMB, A. J. (1991). Changes in biomass and species composition of macroalgae in a eutrophic estuary. *Estuar. coast. Shelf Sci.* 33: 1-22.
- LAVERY, P. S., McCOMB, A. J. (1991). Macroalgal-sediment nutrient interactions and their importance to macroalgal nutrition in a eutrophic estuary. *Estuar. coast. Shelf Sci.* 32: 281-295.
- LEIN, T. E. (1980) The effects of *Littorina littorea* L. (Gastropoda) grazing on littoral green algae in the inner Oslofjord, Norway. *Sarsia* 65: 87-92.
- LERSTON, N. R., VOTH, P. D. (1960). Experimental control of zooid discharge and rhizoid formation in the green alga *Enteromorpha*. *Bot. Gaz.* 122: 33-45.
- LETTS, RICHARDS (1911). Report of green seaweeds especially *Ulva latissima* in relation to the pollution of the waters in which they occur. Royal Commission on sewage disposal, 7th report, H.M.S.O., London, 11 (Appendix III).
- LINKE, O. (1939). Die Biota des Jadebusen-Wattes. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 1: 201-348.
- LOTZE, H. (1994). Phänologische und ökophysiologischen Untersuchungen an Grünalgen im Wattenmeer. Diplom-Arbeit, Univ. Kiel. 78 Seiten.
- LOWTHION, D., SOULSBY, P. G., HOUSTON, M. C. M. (1985). Investigation of a eutrophic tidal basin. I. Factors affecting the distribution and biomass of macroalgae. *Mar. Env. Res.* 15: 263-284.
- LOZAN, J. L. (1992). Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Pareys Studentexte 74. Verlag Paul Parey. Berlin und Hamburg 1992: 237 S..
- LUBCHENCO, J. (1983). *Littorina* and *Fucus*: Effects of herbivores, substratum heterogeneity, and plant escapes during succession. *Ecology* 64: 1116-1123.
- LÜNING, K. (1986). New frond formation in *Laminaria hyperborea* (Phaeophyta): A photoperiodic response. *Br. phycol. J.* 21: 269-273.
- LÜNING, K., DRING, M. J. (1979). Continuous underwater light measurements near Helgoland (North Sea) and its significance for characteristic light limits in the sublittoral region. *Helgoländer Meeresunters.* 32: 403-424.

- LÜNING, K., TOM DIECK, I.** (1989). Environmental triggers in algal seasonality. *Botanica Mar.* 32: 389-397.
- LUTHER, G.** (1976). Bewuchsuntersuchungen auf Natursteinsubstraten im Gezeitenbereich des Nordsylter Wattenmeeres: Algen. *Helgoländer Meeresunters.* 29: 318-351.
- MAGNUS, P.** (1874). Die botanischen Ergebnisse der Nordseefahrt vom 21. Juli bis 9. Sept. 1872. II. Ber. Komm. z. Unters. deutsch. Meere, Berlin 1874: 60-80.
- MAIRH, O. P., PAREKH, R. G., CHAUHAN, V. D., RAO, P. S., MEHTA, D. J.** (1980). Field and laboratory studies on *Enteromorpha* with special reference to its outdoor cultivation technique at Mithapur. Abs. Seminar on recent trends in Teaching and Research in Aquatic Biology 43.
- MALLIN, M. A., PAERL, H. W., RUDEK, J., BATES, P. W.** (1993). Regulation of estuarine primary production by watershed rainfall and river flow. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 93: 199-203.
- MARSLAND, A., MOSS, B. L.** (1975). The effects of underwater scrubbing on ship fouling algae. *Ge. Coun. Br. Shipping, NS.* 428: 1-48.
- MARTENS, P.** (1989a). On trends in nutrient concentration in the northern Wadden Sea of Sylt. *Helgoländer Meeresunters.* 43: 489-499.
- MARTENS, P.** (1989b). Inorganic phytoplankton nutrients in the Wadden sea areas of Schleswig-Holstein. I. Dissolved anorganic nitrogen. *Helgoländer Meeresunters.* 43: 77-85.
- MARTENS, P.** (1992). Inorganic phytoplankton nutrients in the Wadden Sea areas of Schleswig-Holstein. II. Dissolved ortho-phosphate and reactive silicate with comments on the zooplankton. *Helgoländer Meeresunters.* 46: 103-115.
- McCLATCHIE, S., JUNIPER, S. K., KNOX, G. A.** (1982). Structure of a mudflat diatom community in the Avon-Heathcote estuary, New Zealand. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.* 16: 299-309.
- MENESES, I.** (1993). Foam as a dispersal agent in the rocky intertidal of central Chile. *Eur. J. Phycol.* 28: 107-110.
- METZMACHER, K., REISE, K.** (1994). Experimental effects of tidal flat epistructures on foraging birds in the Wadden Sea. *Ophelia* 6: 217-224.
- MICHAELIS, H., REISE, K.** (1994). Langfristige Veränderungen des Zoobenthos im Wattenmeer. In: J. L. Lozan, E. Rachor, K. Reise, H. von Westernhagen, W. Lenz. Warnsignale aus dem Wattenmeer. Blackwell Wissenschaftsverlag Berlin 1994: 106-116.
- MOSS, B. L., MERCER, S., SHEADER, A.** (1973). Factors effecting the distribution of *Himantalia elongata* (L.) S. F. Gray on the north-east coast of England. *Estuar. coast. mar. Sci.* 1: 233-243.

MOSS, B. L., MARSLAND, A. (1976). Regeneration of *Enteromorpha*. Br. phycol. J. 11: 309-313.

MÜLLER-STOLL, W. R. (1952). Über Regeneration und Polarität bei *Enteromorpha*. Flora 139: 148-180.

MUNDA, I. M. (1993). Changes and degradation of seaweed stands in the Northern Adriatic. In: A. R. O. Chapman, M. T. Brown, M. Lahaye. 14th Int. Seaweed Symp.: 239-253.

NEWELL, G. E. (1958). The behaviour of *Littorina littorea* (L.) under natural conditions and its relation to position on the shore. J. mar. biol. Ass. U. K. 37: 229-239.

NEWELL, R. C. (1965). The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. Proc. Zool. Soc. Lond. 144: 25-45.

NICHOLLS, D. J., TUBBS, C. R., HAYNES, F. N. (1981). The effect of green algal mats on intertidal macrobenthic communities and their predators. Kieler Meeresforsch., Sonderh. 5: 511-520.

NICOTRI, M. E. (1980). Factors involved in herbivore food preference. J. exp. mar. Biol. Ecol. 42: 13-26.

NIENBURG, W. (1927). Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres. 1. Teil. Der Königshafen bei List auf Sylt. Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel) 20: 146-196.

NIENHUIS, P. H. (1970). The benthic algal communities of flats and salt marshes in the Grevelingen, a sea-arm in the South-Western Netherlands. Neth. J. Sea Res. 5: 20-49.

NORTON, T. A. (1978). The factors influencing the distribution of *Saccorhiza polyschides* in the region of Lough Line. J. mar. biol. Ass. U. K. 58: 527-536.

NORTON, T. A. (1991). Algal dispersal. J. Phycol. 27 (Supl.): 53.

NORTON, T. A. (1992). Dispersal by macroalgae. Br. phycol. J. 27: 293-301.

NORTON, T. A., MATHIESON, A. C. (1983). The biology of unattached seaweeds. In: Round, Chapman. Progress and phycological research 9: 333-381.

NORTON, T. A., HAWKINS, S. J., MANLEY, N. L., WILLIAMS, G. A., WATSON, D. C. (1990). Scraping a living: A review of littorinid grazing. Hydrobiologia 193: 117-138.

OHNO, M. (1972). The periodicity of gamete liberation in *Monostroma*. Proc. Int. Seaweed Symp. 7: 405-409.

OHNO, M., ARASAKI, S. (1969). Examination of the dark treatment at spore stage of seaweeds. Bull. Jap. Soc. Phycol. 17,1: 37-42.

- OHNO, M., TAKAHASHI, I.** (1988). The horizontal and vertical distribution of the food alga *Enteromorpha prolifera* in Shimanto River, southern Japan. Rep. Usa Mar. Biol. Inst. Kochi Univ. Kochidai Kaiyoseibutsu Kenpo 10: 45-54.
- OLIVEIRA, E., UGADIM, Y., DE PAULA, E. J.** (1979). Comunidades associadas a plantas de *Sargassum* flutantes en aguas da corrente do Brasil. Consid. Biogr. Bolm. botanica, Univ. Sao Paulo 7: 5-9.
- OWENS, N. J. P., STEWART, W. D. P.** (1983). *Enteromorpha* and the cycling of nitrogen in a small Estuary. Est. coast. Shelf Sci. 17: 287-296.
- PANDEY, R. S., OHNO, M.** (1985). An ecological study of cultivated *Enteromorpha*. Rep. Usa mar. biol. Inst. 7: 21-31.
- PARCHEVSKIJ, V. P., RABINOVICH, M. A.** (1991). Growth rate and harvest of the green alga *Enteromorpha intestinalis* on artificilal substrates in sewage and waste water effluents. Biol. Morya 2: 30-36.
- PARRIAUD, H.** (1963). Presence d' *Enteromorpha intermedia* Bliding dans le bassin d'Arcachon. Etude de sa reproduction et de son developpement. In: D. de Virville, J. Feldmann: Proc. 4th. Int. Seaweed Symp., Pergamon Press New York: 127-132.
- PERKINS, E. J., ABBOTT, O. J.** (1972). Nutrient enrichment and sand flat fauna. Mar. Pollut. Bull. 3: 70-72.
- PETERSEN, A. E.** (1939). Über dänische *Enteromorpha* Arten. Dansk Bot. Arkiv 9: 1-31.
- PIRIOU, J., MENESGUEN, A.** (1992). Environmental factors controlling *Ulva* blooms in Brittany (France). In: G.Colombo, I.Ferrari, V.Ceccerelli & R. Rossi . Marine Eutrophication and Populations Dynamics. 25th EMBS.. Olson & Olson, Fredensb. Fredensbo: 111-115.
- PLOUG, H., LASSEN, C., JÖRGENSEN, B. B.** (1993). Action spectra of microalgal photosynthesis and depth distribution of spectral scalar irradiance in a coastal marine sediment of Limfjorden, Denmark. Microb. Ecol. 102: 261-270.
- POMEROY, W. M., LEVINGS, C. D.** (1980). Association and feeding relationships between *Eogammarus confervicolus* (Amphipoda, Gammaridae) and benthic algae on Sturgeon and Roberts Banks, Fraser River Estuary. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 1-10.
- POSTMA, H.** (1967). Sediment transport and sedimentation in the estuarine environment. In: Lauff, Estuaries, A A A S 83: 158-179.
- PRICE, L. H., HYLLEBERG, J.** (1982). Algal-faunal interactions in a mat of *Ulva fenestrata* in False Bay, Washington. Ophelia 21: 75-88.
- PRIESMEIER, K.** (1970). Form und Genese der Dünen des Listlandes auf Sylt. Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst. 40: 11-51.

- PRINCE, J. S.** (1974). Nutrient assimilation and growth of some seaweeds in mixtures of seawater and sewage treatment. *Aquaculture* 4: 69-79.
- PRINGLE, J. D.** (1986). Swarmer release and distribution of life-cycle phases of *Enteromorpha intestinalis* (L.) (Chlorophyta) in relation to environmental factors. *J.exp.mar.Biol..Ecol.* 100: 97-111.
- PROVASOLI, L.** (1968). Media and prospects for the cultivation of marine algae. In: A.Watanabe, A.Hattori. Culture and collection of algae. Proc. US-Japan Conf. Hakone, Sept. 1966. Jap. Soc. Plant Physiol.: 63-75.
- RAFFAELLI, D., HULL, S., MILNE, H.** (1989). Long-term changes in nutrients, weed mats and shorebirds in an estuarine System. *Cah. Biol. Mar.* 30: 259-270.
- RAMANATHAN, K. R.** (1939). The morphology, cytology and alternation of generations in *Enteromorpha compressa* (L.) Grev. var. *lingulata* (J. Ag.) Hauck. *Ann. Bot.* 3: 375-398.
- REINKE, J.** (1889). Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Anteils. VI. Ber. Komm. wiss. Unters. dtsch. Meere in Kiel, Jg.17-21, 1: 1-101.
- REISE, K.** (1983). Sewage, green algal mats anchored by lugworms, and the effects on Turbellaria and small Polychaeta. *Helgoländer Meeresunters.* 36: 151-162.
- REISE, K.** (1985). Tidal flat ecology. Springer Verlag, Heidelberg: 191 Seiten.
- REISE, K.** (1987). Distribution and abundance of small and juvenile macrofauna on the tidal flats in the Frisian Wadden Sea. Proc. 5th Int. Wadden Sea Symp. The National Forest and Nature Agency and the Museum of Fisheries and Shi, Esbjerg: 7-25.
- REISE, K.** (1990). Historische Veränderungen in der Ökologie des Wattenmeeres. Rheinisch-Westfälische Akademie der Wissenschaften , Vorträge N 382: 35-55.
- REISE, K.** (1994). Changing life under the tides of the Wadden Sea during the 20th century. *Ophelia* 6: 117-125.
- REISE, K., HERRE, E., STURM, M.** (1989). Historical changes in the benthos of the Wadden Sea around the island of Sylt in the North Sea. *Helgoländer Meeresunters.* 43: 417-433.
- REISE, K. , KOLBE, K., DE JONGE, V.** (1994). Makroalgen und Seegrasbestände im Wattenmeer. In: J. L. Lozan, E. Rachor, K. Reise, H. von Westernhagen, W. Lenz. Warnsignale aus dem Wattenmeer. Blackwell Wissenschaftsverlag Berlin 1994: 90-100.
- REISE, K., SIEBERT, I.** (1994). Mass occurrence of green algae in the German Wadden Sea. *Dt. hydrogr. Z., Suppl.* 1: 171-180.
- RUSSELL, G., MORRIS, O. P.** (1971). A ship model in antifouling research. *Sea Breezes* 7: 512-513.

- RYTHER, J., DUNSTAN, W. M.** (1971). Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. *Science* (Wash., D.C.) 171: 1008-1013.
- SACHS, L.** (1984). *Angewandte Statistik*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, Tokyo & New York. 6.Aufl., 552 Seiten.
- SANTELICES, B., MARTINEZ, E.** (1988). Effects of filter feeders and grazers on algal settlement and growth in mussel beds. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 118: 281-306.
- SANTELICES, B., PAYA, I.** (1989). Digestion survival of algae. *J. Phycol.* 25: 693-699.
- SCHAFFELKE, B., LÜNING, K.** (1994). A circannual rhythm controls seasonal growth in the kelps *Laminaria hyperborea* and *L. digitata* from Helgoland (North Sea). *Eur. J. Phycol.* 29: 49-56.
- SCHILLER, J.** (1909). Über Algentransport und Migrationsformen im Meer. *Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogeogr.* 2: 62-98.
- SCHMIDT, E.** (1980). Dispersion studies in the Piscataqua River. Univ. New Hampshire Sea Grant Technical Report UNH-Sg 167: 1-42.
- SCHNEIDER, G., MARTENS, P.** (1994). A comparison of summer nutrient data obtained in Königshafen Bay (North Sea, German Bight) during two investigations periods: 1979-1983 and 1990-1992. *Helgoländer Meeresunters.* 48: 173-182.
- SCHORIES, D.** (1991). Wechselwirkungen zwischen Grünalgen und Bodenfauna im Wattenmeer. Diplom-Arbeit, Univ. Kiel, 95 Seiten.
- SCHORIES, D., REISE, K.** (1993). Germination and anchorage of *Enteromorpha* spp. in sediments of the Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters.* 47: 275-285.
- SFRISO, A., MARCOMINI, A., PAVONI, B.** (1987). Relationships between macroalgal biomass and nutrient concentrations in a hypertrophic area of the Venice Lagoon. *Mar. environ. Res.* 22: 297-312.
- SFRISO, A., PAVONI, B., MARCOMINI, A., ORIO, A. A.** (1992). Macroalgae, nutrient cycles, and pollutants in the Lagoon of Venice. *Estuaries* 15: 517-528.
- SILVA, M. W. R. N. DE, BURROWS, E. M.** (1973). An experimental assessment of the status of the species *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link and *Enteromorpha compressa* (L.) Grev.. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 53: 895-904.
- SMIDT, E. L. B.** (1951). Animal production in the Danish Wadden Sea. *Meddelser fra Kommissionem fra Danmarks fiskeri- og Havundersogelser. Serie Fiskeri* 11: 1-151.
- SMITH, G. M.** (1947). On the reproduction of some pacific coast species of *Ulva*. *Am. J. Bot.* 34: 80-87.
- SOKAL, R. R., ROHLF, F. J.** (1981). *Biometry*. W. H. Freeman and Company. 859 Seiten.

SOULSBY, P. G., LOWTHION, D., HOUSTON, M. (1982). Effects of macroalgal mats on the ecology of intertidal mudflats. *Mar. Pollut. Bull.* 13: 162-166.

SOULSBY, P. G., LOWTHION, D., HOUSTON, M., MONTGOMERY, H. A. C. (1985). The role of sewage effluent in the accumulation of macroalgal mats on intertidal mudflats in two basins in Southern England. *Neth. J. Sea Res.* 19: 257-263.

STATSOFT (1991). Complete statistical system. StatSoft Incorporated.

STEBBINS, G. L., HILL, G. J. C. (1980). Did multicellular plants invade the land?. *Am. Nat.* 115: 342-353.

SUMMERS, R. W. (1990). The exploitation of beds of green algae by brent geese. *Estuar. coast. Shelf. Sci.* 31: 107-112.

THAMDRUP, H. M. (1935). Beiträge zur Ökologie der Wattenmeerfauna auf experimenteller Grundlage. *Medd. fra Komm. f. Danmarks Fiskeri- og Havundersogelser, Serie: Fiskeri* 10(2): 1-135.

THOMAS, R. W. S., ALLSOPP, D. (1983). The effects of certain marine bacteria upon the settlement and growth of *Enteromorpha*. In: T. A. Oxley, S. Barry. *Bioteterioration* 5. John Wiley & Sons, Ltd. New York: 348-357.

THYBO-CHRISTENSEN, M., RASMUSSEN, M. B., BLACKBURN, T. H. (1993). Nutrient fluxes and growth of *Cladophora seriacea* in a shallow Danish bay. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 100: 273-281.

TOM DIECK (BARTSCH), I. (1991). Circannual growth rhythm and a photoperiodic sorus induction in the kelp *Laminaria setchellii* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 27: 341-350.

TOWNSEND, C., LAWSON, G. W. (1972). Preliminary results on factors causing zonation in *Enteromorpha* using a tide simulating apparatus. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 8: 265-276.

UNDERWOOD, A. J. (1981). Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.* 19: 513-605.

WALLENTINUS, I. (1984). Comparisons of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies. *Mar. Biol.* 80: 215-225.

WALTERS, G. J., WHARFE, J. R. (1980). Distribution and abundance of *Hydrobia ulvae* (Pennant) in the lower Medway Estuary, Kent. *J. moll. Stud.* 46: 171-180.

WENHAGE, H., PIHL, L. (1994). Substratum selection by juvenile plaice (*Pleuronectes platessa* L.): Impact of benthic microalgae and filamentous macroalgae. *Neth. J. Sea Res.* 32: (in Druck).

WILHELMSSEN, U. (1993). Beweidungseffekte der Schnecke *Littorina littorea* auf Grünalgen im Wattenmeer. Dipl.-Arbeit, Univ. Hamburg, 82 Seiten.

- WILHELMSEN, U., REISE, K.** (1994). Grazing on green algae by the periwinkle *Littorina littorea* in the Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters.* 48: 233-242.
- WILLOWS, R. I.** (1987). Population and individual energetics of *Ligia oceanica* (L.) (Crustacea: Isopoda) in the rocky supratidal. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 105: 253-274.
- WOHLENBERG, E.** (1937). Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 1: 1-92.
- WOHLENBERG, E.** (1953). Sinkstoff, Sediment und Anwachs am Hindenburgdamm. *Die Küste* 2: 33-94.
- WOODHEAD, P., MOSS, B.** (1975). The effects of light and temperature on settlement and germination of *Enteromorpha*. *Br. phycol. J.* 10: 269-272.
- WULFF, F., AERTEBJERG, G., NICOLAUS, G., NIEMI, A., LISZERSKI, P., SCHULA, S., KAISER, W.** (1986). The changing pelagic system of the Baltic Sea. *Ophelia*, Suppl. 4: 299-319.
- YAMADA, Y., KANDA, T.** (1938). On the culture experiments of *Monostroma zostericola* and *Enteromorpha nana* var. *minima*. *Sci. Pap. Inst. Algol. Res., Hokkaido Univ.* 2: 35-51.
- YOSHIDA, T.** (1963). Studies on the distribution and drift of the floating seaweeds. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.* 23: 141-186.
- ZANEVELD, J. S., BARNES, W. D.** (1965). Reproductive periodicities of some benthic algae in lower Chesapeake Bay. *Chesapeake Sci.* 6: 17-32.
- ZECHMAN, F. W., MATHIESON, A. C.** (1985). The distribution of seaweed propagules in estuarine, coastal and offshore waters of New Hampshire, U.S.A.. *Botanica Mar.* 28: 283-294.
- ZIEGELMEIER, E.** (1952). Beobachtungen über den Röhrenbau von *Lanice conchilega*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 4: 107-129.
- ZIEGELMEIER, E.** (1964). Einwirkungen des kalten Winters 1962/63 auf das Makrobenthos im Ostteil der Deutschen Bucht. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 10: 276-282.
- ZIMMERMANN, C. F., MONTGOMERY, J. R.** (1984). Effects of a decomposing drift algal mat on sediment pore water nutrient concentrations in a Florida seagrass bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19: 299-302.

ANHANG

c) Tonnenleger-Bucht

H (6, n = 84) = 69.411 ;		p < 0.0001
Jahreszeit	Anzahl der Platten	Summe der Ränge
März / April 1993	n = 12	368
Mai / Juni 1993	n = 12	779
Juli / August 1993	n = 12	819
September / Oktober 1993	n = 12	794
November / Dezember 1993	n = 12	419
Januar / Februar 1994	n = 12	94
März / April 1994	n = 12	296

Anschluß-Test: NEMENYI-Vergleiche (p < 0.05 / 0.01)

Kritische Differenzen $D_1 = 352.4$ (p < 0.05); $D_2 = 412.5$ (p < 0.01)

* signifikant (5 %); ** signifikant (1%)

	Mai / Juni 93	Juli / Aug. 93	Sept. / Okt. 93	Nov. / Dez. 93	Jan. / Feb. 94	März / Apr. 94
März / Apr. 93	411 **	451 **	383 *	n.s.	n.s.	n.s.
Mai / Juni 93	-	n.s.	n.s.	360 *	685 **	483 **
Juli / Aug. 93	n.s.	-	n.s.	400 *	725 **	523 **
Sept. / Okt. 93	n.s.	n.s.	-	375 *	700 **	498 **
Nov. / Dez. 93	360 *	400 *	375 *	-	n.s.	n.s.
Jan. / Feb. 94	685 **	725 **	700 **	n.s.	-	n.s.

2. Untersuchung: Tag / Nacht-Unterschiede in der Präsenz von *Enteromorpha*-Sporen

Fragestellung: 1) Gibt es Unterschiede in der Menge des Sporenfalls zwischen Tag und Nacht?
2) Gilt dies für beide Untersuchungsgebiete?

Testverfahren: zweifache ANOVA, beide Faktoren fixed

Transformation der Daten: log (x+1)

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

Hartley (F-max)	Cochran (G max)	Bartlett (chi-quadrat)	Freiheitsgrade	Signifikanz
4.475	0.399	2.385	3	0.496

ANOVA-Tabelle:

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Standort	1	84.863	20	0.336	2524.622	< 0.0001
Tageszeit	1	21.972	20	0.336	653.664	< 0.0001
Interaktionen	1	25.164	20	0.336	748.602	< 0.0001

Anschluß-Test: TUKEY-Test

getesteter Effekt: Interaktionen (Standort x Tageszeit)

	Möwenberg x Tag	Möwenberg x Nacht	Tonnenleger x Tag	Tonnenleger x Nacht
Möwenberg x Tag	-	<0.0002	0.0002	0.0002
Möwenberg x Nacht	0.0002	-	0.0002	0.0002
Tonnenleger x Tag	0.0002	0.0002	-	0.592 n.s.
Tonnenleger x Nacht	0.0002	0.0002	0.592 n.s.	-

3. Untersuchung: Sporenverteilung im Königshafen

- 1) Fragestellung: Wie verändert sich die Dichte von Sporen mit zunehmender Entfernung von einer *Enteromorpha*-Matte (1.Station innerhalb der Algen-Bestände)?
- 2) Fragestellung: Wie ändern sich die Signifikanzen, wenn man anstatt der Gesamtwasserbedeckung, die stündliche Wasserbedeckung zu Grunde legt?

Testverfahren: einfache ANOVA, Modell fixed
Transformation der Daten: log (x)

1) Ansatz (gesamter Sporenfall pro Tide)

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

Hartley (F-max)	Cochran (G max)	Bartlett (chi-quadrat)	Freiheitsgrade	Signifikanz
1.800	0.252	0.617	4	0.961

ANOVA-Tabelle:

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Entfernung zum Ufer	4	5.259	25	0.157	33.367	< 0.0001

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-Test (p < 0.05), kritische Ränge

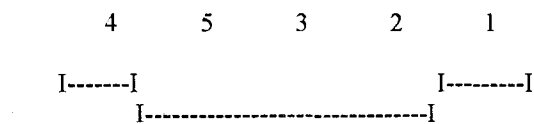
Mittelwerte der Daten nach Transformation:

Ufer (1); <i>Enteromorpha</i> -Matte	2	3	4	Pril (5)
6.783	5.643	5.529	4.198	5.107

Kritische Ränge:

1. Schritt	2. Schritt	3. Schritt
0.471	0.574	0.635

Homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):



2) Ansatz (Sporenfall pro Stunde)

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

Hartley (F-max)	Cochran (G max)	Bartlett (chi-quadrat)	Freiheitsgrade	Signifikanz
1.800	0.252	0.617	4	0.961

ANOVA-Tabelle:

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Entfernung zum Ufer	4	7.683	25	0.157	48.752	< 0.0001

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-TEST ($p < 0.05$), kritische Ränge

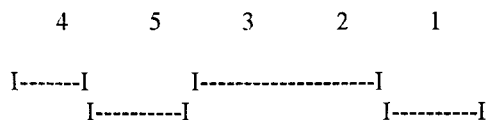
Mittelwerte der Daten nach Transformation:

Ufer (1); <i>Enteromorpha</i> -Matte	2	3	4	Priel (5)
4.969	3.697	3.412	1.930	2.747

Kritische Ränge:

1. Schritt	2. Schritt	3. Schritt
0.471	0.574	0.635

Homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):



4. Untersuchung: Dunkelresistenz von Sporen bei 2 verschiedenen Temperaturen

Fragestellung: 1) Nimmt die Auskeimfähigkeit von im Dunkeln gehälterten Sporen im Laufe der Zeit signifikant ab?

2) Gibt es Unterschiede bei Hälterung der Sporen bei 5°C beziehungsweise bei 15°C ?

Testverfahren: 1) zweifache ANOVA, beide Faktoren fixed (1.-10. Monat).

2) zweiseitiger T-Test für unabhängige Proben, zur Ermittlung von Unterschieden zwischen den Zeitpunkten " 0. Monat " und " 1. Monat ".

1.) ANOVA

Transformation der Daten: $\log(x+1)$

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

Hartley (F-max)	Cochran (G max)	Bartlett (chi-quadrat)	Freiheitsgrade	Signifikanz
93.557	0.352	17.506	11	0.093

ANOVA-Tabelle:

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Zeit	5	13.123	36	0.919	14.272	< 0.0001
Temperatur	1	8.288	36	0.919	9.013	0.0048
Interaktionen	5	0.543	36	0.919	0.591	0.707 n.s.

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-Test ($p < 0.05$), kritische Ränge

Mittelwerte der Daten nach Transformation:

1 M (5°)	2 M (5°)	4 M (5°)	6 M (5°)	8 M (5°)	10 M (5°)	1 M (15°)	2 M (15°)	4 M (15°)	6 M (15°)	8 M (19°)	10M (15°)
5.634	4.457	4.015	3.865	2.801	2.181	4.384	4.622	2.924	3.167	1.701	1.168

Kritische Ränge:

1. Schritt	2. Schritt	3. Schritt	4. Schritt	5. Schritt
1.374	1.669	1.842	1.964	2.060

homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):

10M (15°) 8M (15°) 10M (5°) 8M (5°) 4M (15°) 6M (15°) 6M (5°) 1M (15°) 2M (5°) 2M (15°) 1M (5°)

I-----I
I-----I

2.) T-Test (zweiseitig)

	t (zweiseitig)	Signifikanz	1. Gruppe	2. Gruppe	Mittel (1.Grp.)	Mittel (2.Grp.)
0. M / 1. M (5°)	- 1.082	0.315 n.s.	n = 5	n = 4	242	297
0. M / 1. M (15°)	1.960	0.91 n.s.	n = 5	n = 4	247	111
1.M (5°) / 1.M (15°)	3.502	0.031	n = 4	n = 4	297	111

5. Untersuchung: Auskeimung (Labor) von Sporen auf der Wattschnecke *Hydrobia ulvae*

- Fragestellung: 1.) Gibt es zwischen den 3 Untersuchungsgebieten (Möwenberg- ,Gröning-Watt, Tonnenleger-Bucht) Unterschiede in der prozentualen Menge der Wattschnecken auf denen sich in den Wintermonaten im Labor *Enteromorpha* auskeimen läßt?
2.) Gibt es Unterschiede zwischen juvenilen und adulten Wattschnecken?

Testverfahren: einfache ANOVA, fixed
Transformation der Daten: arcsin sqrt(x)

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

Hartley (F-max)	Cochran (G max)	Bartlett (chi-quadrat)	Freiheitsgrade	Signifikanz
27.911	0.642	13.366	4	0.010

ANOVA-Tabelle:

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Bewuchs der Schnecken	4	0.444	25	0.010	42.47	< 0.0001

Anschluß-Test: TUKEY-Test

getesteter Effekt: Unterschiede im Bewuchs mit *Enteromorpha*

	Mö. Hydrobia kl.	Mö. Hydrobia gr.	Grö. Hydrobia kl.	Grö. Hydrobia gr.	To. Hydrobia gr.
Mö. <i>Hydrobia</i> kl.	-	0.0004	0.0001	0.0001	0.0001
Mö. <i>Hydrobia</i> gr.	0.0004	-	0.0070	0.0004	0.0001.
Grö. <i>Hydrobia</i> kl.	0.0001	0.0070	-	0.9047 n.s.	0.1887 n.s.
Grö. <i>Hydrobia</i> gr.	0.0001	0.0004	0.9047 n.s.	-	0.5406 n.s
To. <i>Hydrobia</i> gr.	0.0001	0.0001	0.1887 n.s.	0.5406 n.s.	-

9. Untersuchung: Einfluß der Tageslänge auf das Auskeimen von Sporen und ihrem anschließenden Wachstum

Fragestellung: 1) Wachsen *Enteromorpha*-Keimlinge auf *Hydrobia ulvae* unter Langtag-Bedingungen schneller als bei kürzeren Tageslängen?
2) Keimen mehr Sporen unter Langtag-Bedingungen aus als bei kürzeren Tageslängen?

Testverfahren: 1) H-Test von KRUSKAL-WALLIS (Wachstum)
2) H-Test von KRUSKAL-WALLIS (Keimung)

1. Test (Wachstum):

H (2, n = 840) = 283.312 ; p < 0.001		
Faktor	Anzahl der Wattschnecken	Summe der Ränge
8 Std. Licht	n = 280	77090
12 Std. Licht	n = 280	106207
16 Std. Licht	n = 280	169922

Anschluß-Test: NEMENYI-Vergleiche (p < 0.05 / p < 0.01)

Kritische Differenz D = 16727:

	8 Std. Licht	12 Std. Licht	16 Std. Licht
8 Std. Licht	-	29117 **	92832 **
12 Std. Licht	29117 **	-	63715 **
16 Std. Licht	92832 **	63715 **	-

** = signifikanter Unterschied (p < 0.01)

2. Test (Keimung):

H (2, n = 18) = 0.817 ; p = 0.665		
Faktor	Anzahl der Parallelen	Summe der Ränge
unbew. Schnecken; 8 Std. Licht	n = 6	56
unbew. Schnecken; 12 Std. Licht	n = 6	65.5
unbew. Schnecken; 16 Std. Licht	n = 6	49.5

10. Untersuchung: Wegfraß von Sporen durch *Arenicola marina*

Fragestellung: Enthält das Sediment beim Freßtrichter von *Arenicola marina* mehr *Enteromorpha*-Sporen als die Kotschnüre der Wattwürmer?

Testverfahren: U-Test nach MANN & WHITNEY

Rangsumme Gruppe (n = 8) Einsturztrichter	Rangsumme Gruppe (n = 8) Kotschnur	U	Z	p
100	36	0.00	-3.361	P < 0.001

11. Untersuchung: Prozentuale Verteilung von Keimlingen auf Wattschnecken

Fragestellung: In welchen Monaten ist der prozentuale Anteil von Wattschnecken, die mit *Enteromorpha* bewachsen sind, am höchsten?

Testverfahren: einfache ANOVA, Modell fixed
Transformation der Daten: arcsin sqrt (x)

a) Möwenberg-Watt

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

Hartley (F-max)	Cochran (G max)	Bartlett (chi-quadrat)	Freiheitsgrade	Signifikanz
25.297	0.108	40.526	25	0.026

ANOVA-Tabelle:

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Jahrszeit	25	0.1783	130	0.008	22.224	< 0.0001

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-Test (p < 0.05), kritische Ränge

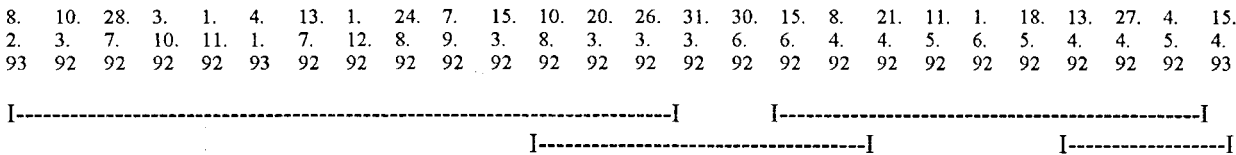
Mittelwerte der Daten nach Transformation:

15.3.92	20.3.92	26.3.92	31.3.92	8.4.92	13.4.92	21.4.92	27.4.92	4.5.92	11.5.92	18.5.92	1.6.92	15.6.92
0.141	0.225	0.242	0.305	0.408	0.493	0.449	0.506	0.550	0.462	0.477	0.475	0.393
30.6.92	13.7.92	28.7.92	10.8.92	24.8.92	7.9.92	3.10.92	1.11.92	1.12.92	4.1.93	8.2.93	10.3.93	15.4.93
0.307	0.122	0.104	0.220	0.129	0.133	0.112	0.116	0.128	0.120	0.075	0.092	0.599

Kritische Ränge:

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.
0.101	0.122	0.134	0.143	0.150	0.155	0.160	0.164	0.167	0.171	0.174	0.176	0.179	0.181	0.183

Homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):



b) Gröning-Watt

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

Hartley (F-max)	Cochran (G max)	Bartlett (chi-quadrat)	Freiheitsgrade	Signifikanz
22.736	0.164	39.915	24	0.022

ANOVA-Tabelle:

Faktor	Freiheitsgrade	Variabilität zwischen den Gruppen	Freiheitsgrade	Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen)	F	Signifikanz
Jahrszeit	24	0.448	125	0.007	61.238	< 0.0001

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-Test ($p < 0.05$), kritische Ränge

Mittelwerte der Daten nach Transformation:

6.3.92	20.3.92	26.3.92	31.3.92	8.4.92	13.4.92	21.4.92	27.4.92	4.5.92	11.5.92	18.5.92	1.6.92	15.6.92
0.120	0.102	0.165	0.185	0.324	0.468	0.760	0.743	0.846	0.777	0.776	0.624	0.476

30.6.92	13.7.92	28.7.92	10.8.92	24.8.92	7.9.92	3.10.92	1.11.92	1.12.92	4.1.93	8.2.93	15.4.93
0.317	0.163	0.173	0.262	0.185	0.202	0.083	0.042	0.020	0.017	0.067	0.333

Kritische Ränge:

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.
0.097	0.117	0.128	0.137	0.143	0.148	0.153	0.157	0.160	0.163	0.166	0.168	0.170	0.173

Homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):

4. 1. 1. 8. 3. 20. 6. 13. 26. 28. 31. 24. 7. 10. 30. 8. 15. 13. 15. 1. 27. 21. 18. 11. 4.
 1. 12. 11. 2. 10. 3. 3. 7. 3. 7. 3. 8. 9. 8. 6. 4. 4. 4. 6. 6. 4. 4. 5. 5. 5.
 93 92 92 93 92 92 92 92 92 92 92 92 92 92 92 92 93 92 92 92 92 92 92 92

I-----I I-----I I---I
 I-----I I-----I I-----I

c) Tonnenleger-Bucht

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

| Hartley (F-max) | Cochran (G max) | Bartlett (chi-quadrat) | Freiheitsgrade | Signifikanz |
|-----------------|-----------------|------------------------|----------------|-------------|
| 57.516 | 0.108 | 49.339 | 25 | 0.013 |

ANOVA-Tabelle:

| Faktor | Freiheitsgrade | Variabilität zwischen den Gruppen | Freiheitsgrade | Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen) | F | Signifikanz |
|-----------|----------------|-----------------------------------|----------------|---|--------|-------------|
| Jahrszeit | 25 | 0.483 | 128 | 0.007 | 73.431 | < 0.0001 |

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-Test ($p < 0.05$), kritische Ränge

Mittelwerte der Daten nach Transformation:

| | | | | | | | | | | | | |
|--------|---------|---------|---------|--------|---------|---------|---------|--------|---------|---------|--------|---------|
| 6.3.92 | 20.3.92 | 26.3.92 | 31.3.92 | 8.4.92 | 13.4.92 | 21.4.92 | 27.4.92 | 4.5.92 | 11.5.92 | 18.5.92 | 1.6.92 | 15.6.92 |
| 0.071 | 0.102 | 0.122 | 0.148 | 0.318 | 0.407 | 0.693 | 0.657 | 0.736 | 0.726 | 0.716 | 0.819 | 0.861 |

| | | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|--------|---------|---------|---------|--------|--------|---------|---------|
| 30.6.92 | 13.7.92 | 28.7.92 | 10.8.92 | 24.8.92 | 7.9.92 | 3.10.92 | 1.11.92 | 1.12.92 | 4.1.93 | 8.2.93 | 10.3.93 | 15.4.93 |
| 0.785 | 0.573 | 0.374 | 0.377 | 0.230 | 0.230 | 0.176 | 0.117 | 0.121 | 0.023 | 0.074 | 0.038 | 0.555 |

Kritische Ränge:

| | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1. | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. | 7. | 8. | 9. | 10. | 11. | 12. | 13. | 14. | 15. |
| 0.093 | 0.112 | 0.123 | 0.131 | 0.137 | 0.142 | 0.146 | 0.150 | 0.153 | 0.156 | 0.159 | 0.161 | 0.163 | 0.165 | 0.167 |

Homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):

4. 10. 6. 8. 20. 1. 1. 26. 31. 3. 7. 24. 8. 28. 10. 13. 15. 13. 27. 21. 18. 11. 4. 30. 1. 15.
 1. 3. 3. 2. 3. 11. 12. 3. 3. 10. 9. 8. 4. 7. 8. 4. 4. 7. 4. 4. 5. 5. 5. 6. 6. 6.
 93 93 92 93 92 92 92 92 92 92 92 92 92 92 92 92 93 92 92 92 92 92 92 92

I-----I I-----I I-----I
 I-----I I-----I I-----I
 I-----I

12. Untersuchung: Zeitliche Unterschiede im mengenmäßigen Bewuchs der Wattschnecken mit Keimlingen

Fragestellung: Ändert sich die Anzahl von *Enteromorpha*-Keimlingen pro bewachsene Wattschnecke im Verlauf der Vegetationsperiode?

Testverfahren: einfache ANOVA, Modell fixed

Transformation der Daten: arcsin sqrt (x)

(prozentualer Anteil der Schnecken, die zu einem Untersuchungszeitpunkt mehr als fünf *Enteromorpha*-Keimlinge auf dem Gehäuse trugen)

a) Möwenberg-Watt

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

| Hartley (F-max) | Cochran (G max) | Bartlett (chi-quadrat) | Freiheitsgrade | Signifikanz |
|-----------------|-----------------|------------------------|----------------|-------------|
| 13.750 | 0.135 | 13.035 | 13 | 0.445 |

ANOVA-Tabelle:

| Faktor | Freiheitsgrade | Variabilität zwischen den Gruppen | Freiheitsgrade | Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen) | F | Signifikanz |
|-----------|----------------|-----------------------------------|----------------|---|-------|-------------|
| Jahrszeit | 13 | 0.142 | 70 | 0.0316 | 4.495 | < 0.0001 |

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-Test ($p < 0.05$), kritische Ränge

Mittelwerte der Daten nach Transformation:

| | | | | | | | | | | | | | |
|---------|--------|---------|---------|---------|--------|---------|---------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 31.3.92 | 8.4.92 | 13.4.92 | 21.4.92 | 27.4.92 | 4.5.92 | 11.5.92 | 18.5.92 | 1.6.92 | 15.6.92 | 30.6.92 | 13.7.92 | 28.7.92 | 10.8.92 |
| 0.183 | 0.299 | 0.377 | 0.454 | 0.442 | 0.395 | 0.519 | 0.391 | 0.274 | 0.202 | 0.145 | 0.047 | 0.119 | 0.066 |

Kritische Ränge:

| 1. Schritt | 2. Schritt | 3. Schritt | 4. Schritt | 5. Schritt | 6. Schritt | 7. Schritt | 8. Schritt | 9. Schritt | 10. Schritt | 11. Schritt |
|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|-------------|-------------|
| 0.204 | 0.248 | 0.273 | 0.291 | 0.305 | 0.316 | 0.326 | 0.334 | 0.341 | 0.347 | 0.354 |

Homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):

13.7. 10.8. 28.7. 30.6. 31.3. 15.6. 1.6. 8.4. 13.4. 18.5. 4.5. 27.4. 21.4. 11.5.
 I-----I
 I-----I

b.) Gröning-Watt

Transformation der Daten: arcsin sqrt (x)

(prozentualer Anteil der Schnecken, die zu einem Untersuchungszeitpunkt mehr als fünf *Enteromorpha*-Keimlinge auf dem Gehäuse trugen)

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

| Hartley (F-max) | Cochran (G max) | Bartlett (chi-quadrat) | Freiheitsgrade | Signifikanz |
|-----------------|-----------------|------------------------|----------------|-------------|
| 11.414 | 0.274 | 9.237 | 6 | 0.156 |

ANOVA-Tabelle:

| Faktor | Freiheitsgrade | Variabilität zwischen den Gruppen | Freiheitsgrade | Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen) | F | Signifikanz |
|-----------|----------------|-----------------------------------|----------------|---|--------|-------------|
| Jahrszeit | 6 | 0.163 | 35 | 0.0056 | 29.071 | p < 0.0001 |

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-Test ($p < 0.05$), kritische Ränge

Mittelwerte der Daten nach Transformation:

| | | | | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 13.4. | 23.4. | 27.4. | 4.5. | 11.5. | 18.5. | 1.6. |
| 0.377 | 0.834 | 0.804 | 0.691 | 0.798 | 0.775 | 0.577 |

Kritische Ränge:

| | | | | |
|------------|------------|------------|------------|------------|
| 1. Schritt | 2. Schritt | 3. Schritt | 4. Schritt | 5. Schritt |
| 0.088 | 0.107 | 0.118 | 0.126 | 0.131 |

Homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):

| | | | | | | |
|---------|---------|---------|---------|-------|-------|-------|
| 13.4. | 1.6. | 4.5. | 18.5. | 11.5. | 27.4. | 23.4. |
| I-----I | | I-----I | | | | |
| | I-----I | | I-----I | | | |

c) Tonnenleger-Bucht

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

| | | | | |
|-----------------|-----------------|------------------------|----------------|-------------|
| Hartley (F-max) | Cochran (G max) | Bartlett (chi-quadrat) | Freiheitsgrade | Signifikanz |
| 7.801 | 0.193 | 11.945 | 11 | 0.368 |

ANOVA-Tabelle:

| Faktor | Freiheitsgrade | Variabilität zwischen den Gruppen | Freiheitsgrade | Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen) | F | Signifikanz |
|-----------|----------------|-----------------------------------|----------------|---|-------|--------------|
| Jahrszeit | 11 | 0.205 | 60 | 0.276 | 7.441 | $p < 0.0001$ |

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-Test ($p < 0.05$), kritische Ränge

Mittelwerte der Daten nach Transformation:

| | | | | | | | | | | | |
|--------|---------|---------|---------|--------|---------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 8.4.92 | 13.4.92 | 21.4.92 | 27.4.92 | 4.5.92 | 11.5.92 | 1.6.92 | 15.6.92 | 30.6.92 | 13.7.92 | 28.7.92 | 10.8.92 |
| 0.048 | 0.170 | 0.408 | 0.330 | 0.422 | 0.489 | 0.630 | 0.690 | 0.507 | 0.413 | 0.387 | 0.210 |

Kritische Ränge:

| | | | | | | | | | |
|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|-------------|
| 1. Schritt | 2. Schritt | 3. Schritt | 4. Schritt | 5. Schritt | 6. Schritt | 7. Schritt | 8. Schritt | 9. Schritt | 10. Schritt |
| 0.192 | 0.232 | 0.256 | 0.273 | 0.286 | 0.296 | 0.305 | 0.313 | 0.320 | 0.326 |

Homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):

| | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|-------|---------|---------|-------|-------|------|-------|-------|------|-------|
| 8.4. | 13.4. | 10.8. | 27.4. | 28.7. | 21.4. | 13.7. | 4.5. | 11.5. | 30.6. | 1.6. | 15.6. |
| I-----I | | | I-----I | | | | | | | | |
| | I-----I | | | I-----I | | | | | | | |

13. Untersuchung: Veränderungen der Abundanzen von *Hydrobia ulvae* von März 1992 bis August 1992

Fragestellung: Verändern sich die Abundanzen von *Hydrobia ulvae* während der Sommermonate signifikant?

Testverfahren: H-Test von KRUSKAL-WALLIS

Es wurden jeweils die Ergebnisse von zwei Probenahmen zusammengefaßt (siehe nachfolgende Tabellen).

a) Möwenberg-Watt

| H (5, n = 72) = 13.207 ; p = 0.0215 | | |
|-------------------------------------|-----------------------|-----------------|
| Probenahme | Anzahl der Parallelen | Summe der Ränge |
| 20.3.92 / 31.3.92 | n = 12 | 580 |
| 13.4.92 / 27.4.92 | n = 12 | 541.5 |
| 11.5.92 / 31.5.92 | n = 12 | 482.5 |
| 15.6.92 / 30.6.92 | n = 12 | 415 |
| 13.7.92 / 28.7.92 | n = 12 | 291.5 |
| 10.8.92 / 24.8.92 | n = 12 | 317.5 |

Anschluß-Test: NEMENYI-Vergleiche (p < 0.05)

Kritische Differenz D < 292.5

Es wurden keine signifikanten Unterschiede festgestellt

b) Gröning-Watt

| H (5, n = 72) = 10.179 ; p = 0.0704 | | |
|-------------------------------------|-----------------------|-----------------|
| Probenahme | Anzahl der Parallelen | Summe der Ränge |
| 20.3.92 / 31.3.92 | n = 12 | 550 |
| 13.4.92 / 27.4.92 | n = 12 | 368 |
| 11.5.92 / 31.5.92 | n = 12 | 545.5 |
| 15.6.92 / 30.6.92 | n = 12 | 471.5 |
| 13.7.92 / 28.7.92 | n = 12 | 289 |
| 10.8.92 / 24.8.92 | n = 12 | 404 |

Anschluß-Test: NEMENYI-Vergleiche (p < 0.05)

Kritische Differenz D = 292.5

Es wurden keine signifikanten Unterschiede festgestellt

c) Tonnenleger-Bucht

| H (5, n = 72) = 22.560 ; p = 0.004 | | |
|------------------------------------|-----------------------|-----------------|
| Probenahme | Anzahl der Parallelen | Summe der Ränge |
| 20.3.92 / 31.3.92 | n = 12 | 534 |
| 13.4.92 / 27.4.92 | n = 12 | 454 |
| 11.5.92 / 31.5.92 | n = 12 | 285 |
| 15.6.92 / 30.6.92 | n = 12 | 223.5 |
| 13.7.92 / 28.7.92 | n = 12 | 506.5 |
| 10.8.92 / 24.8.92 | n = 12 | 625 |

Anschluß-Test: NEMENYI-Vergleiche ($p < 0.05 / 0.01$)

Kritische Differenzen $D_1 = 292.5$ ($p < 0.05$); $D_2 = 344.9$ ($p < 0.01$)

| | 20.3. / 31.3. | 13.4. / 27.4. | 11.5. / 31.5. | 15.6. / 30.6. | 13.7. / 28.7. | 10.8. / 24.8. |
|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| 20.3. / 31.3. | - | n.s. | n.s. | 310.5 * | n.s. | n.s. |
| 13.4. / 27.4. | n.s. | - | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| 11.5. / 31.5. | n.s. | n.s. | - | n.s. | n.s. | 340 * |
| 15.6. / 30.6. | 310.5 * | n.s. | n.s. | - | n.s. | 401.5 ** |
| 13.7. / 28.7. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | - | n.s. |
| 10.8. / 24.8. | n.s. | n.s. | 340 * | 401.5 ** | n.s. | - |

* signifikant (5 %)

** signifikant (1%)

14. Untersuchung: Vergleich der Abundanzen von *Hydrobia ulvae* zwischen dem Frühjahr (März / April) 1992 und dem Frühjahr (März / April) 1993

Fragestellung: Unterscheiden sich die Abundanzen der Wattschnecken vom Frühjahr 1992 signifikant von denen des Frühjahrs 1993?

Testverfahren: U-Test nach MANN & WHITNEY

Es wurden die Ergebnisse von jeweils zwei Probenahmen zusammengefaßt. (10.3.92 / 13.4.92) / (11.3.93 / 15.4.93)

| Gebiet | Rangsumme
n = 12
Frühjahr 1992 | Rangsumme
n = 12
Frühjahr 1993 | U | Z | p - level |
|----------------|--------------------------------------|--------------------------------------|------|--------|--------------|
| Möwenberg-Watt | 94.5 | 205.5 | 16.5 | -3.204 | $p < 0.01$ |
| Gröning-Watt | 80 | 220 | 2 | -4.041 | $p < 0.0001$ |
| Tonnenleger-B. | 83 | 217 | 5 | -3.868 | $p < 0.001$ |

15. Untersuchung: Monatliche Änderungen in den Abundanzen bewachsener Wattschnecken

Fragestellung: Zu welchem Zeitpunkt im Jahr befanden sich die meisten mit *Enteromorpha* bewachsenen Wattschnecken an den Probenahmestationen?

Testverfahren: einfache ANOVA, Modell fixed

Transformation der Daten: $\log(x+1)$

a) Möwenberg-Watt

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

| Hartley (F-max) | Cochran (G max) | Bartlett (chi-quadrat) | Freiheitsgrade | Signifikanz |
|-----------------|-----------------|------------------------|----------------|-------------|
| 12.846 | 0.195 | 21.397 | 13 | 0.065 |

ANOVA-Tabelle:

| Faktor | Freiheitsgrade | Variabilität
zwischen den
Gruppen | Freiheitsgrade | Fehler
(Variabilität
innerhalb der
Gruppen) | F | Signifikanz |
|--------|----------------|---|----------------|--|-------|-------------|
| Zeit | 13 | 2.247 | 70 | 0.251 | 8.936 | < 0.0001 |

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-Test ($p < 0.05$), kritische Ränge

Mittelwerte der Daten nach Transformation:

| | | | | | | | | | | | | | |
|--------|--------|--------|--------|---------|---------|--------|---------|---------|---------|--------|--------|--------|---------|
| 6.3.92 | 8.4.92 | 4.5.92 | 1.6.92 | 30.6.92 | 28.7.92 | 7.9.92 | 3.10.92 | 1.11.92 | 1.12.92 | 4.1.93 | 8.2.93 | 9.3.93 | 14.4.93 |
| 1.987 | 2.956 | 2.815 | 2.694 | 1.847 | 2.795 | 2.910 | 2.399 | 2.640 | 3.888 | 3.624 | 3.432 | 3.252 | 3.702 |

Kritische Ränge:

| 1. Schritt | 2. Schritt | 3. Schritt | 4. Schritt | 5. Schritt | 6. Schritt | 7. Schritt | 8. Schritt |
|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| 0.577 | 0.698 | 0.770 | 0.820 | 0.859 | 0.891 | 0.918 | 0.941 |

Homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):

| | | | | | | | | | | | | | |
|---------|--------|---------|---------|--------|---------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------|---------|
| 30.6.92 | 6.3.92 | 3.10.92 | 1.11.92 | 1.6.92 | 28.7.92 | 4.5.92 | 7.9.92 | 8.4.92 | 9.3.92 | 8.2.93 | 4.1.93 | 14.4.93 | 1.12.92 |
| I-----I | | | | | I-----I | | | | | | | | I-----I |
| I-----I | | | | | | | | | | | | | I-----I |

b) Gröning-Watt

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

| Hartley (F-max) | Cochran (G max) | Bartlett (chi-quadrat) | Freiheitsgrade | Signifikanz |
|-----------------|-----------------|------------------------|----------------|-------------|
| 26.748 | 0.287 | 21.878 | 12 | 0.039 |

ANOVA-Tabelle:

| Faktor | Freiheitsgrade | Variabilität zwischen den Gruppen | Freiheitsgrade | Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen) | F | Signifikanz |
|--------|----------------|-----------------------------------|----------------|---|--------|-------------|
| Zeit | 12 | 9.833 | 65 | 0.327 | 29.997 | < 0.0001 |

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-Test ($p < 0.05$), kritische Ränge

Mittelwerte der Daten nach Transformation:

| | | | | | | | | | | | | |
|--------|--------|--------|--------|---------|---------|--------|---------|---------|---------|--------|--------|---------|
| 6.3.92 | 8.4.92 | 4.5.92 | 1.6.92 | 30.6.92 | 28.7.92 | 7.9.92 | 3.10.92 | 1.11.92 | 1.12.92 | 4.1.93 | 8.2.93 | 14.4.93 |
| 1.116 | 2.249 | 3.933 | 3.259 | 2.202 | 3.608 | 2.485 | 0.682 | 0.682 | 0.346 | 0.231 | 0.645 | 1.683 |

Kritische Ränge:

| 1. Schritt | 2. Schritt | 3. Schritt | 4. Schritt | 5. Schritt | 6. Schritt | 7. Schritt | 8. Schritt |
|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| 0.660 | 0.799 | 0.880 | 0.938 | 0.982 | 1.019 | 1.050 | 0.941 |

Homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):

| | | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|--------|---------|---------|--------|---------|---------|--------|--------|--------|---------|---------|
| 4.1.93 | 1.12.92 | 8.2.93 | 1.11.92 | 3.10.92 | 6.3.92 | 14.4.93 | 30.6.92 | 8.4.92 | 7.9.92 | 1.6.92 | 28.7.92 | 4.5.92 |
| I-----I | | | | | | I-----I | | | | | | I-----I |
| | | | | | | | | | | | | |

c) Tonnenleger-Bucht

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

| Hartley (F-max) | Cochran (G max) | Bartlett (chi-quadrat) | Freiheitsgrade | Signifikanz |
|-----------------|-----------------|------------------------|----------------|-------------|
| 9.032 | 0.177 | 19.043 | 13 | 0.122 |

ANOVA-Tabelle:

| Faktor | Freiheitsgrade | Variabilität zwischen den Gruppen | Freiheitsgrade | Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen) | F | Signifikanz |
|--------|----------------|-----------------------------------|----------------|---|--------|-------------|
| Zeit | 13 | 8.543 | 70 | 0.363 | 23.557 | < 0.0001 |

Anschluß-Test: NEWMAN-KEULS-Test ($p < 0.05$), kritische Ränge

Mittelwerte der Daten nach Transformation:

| | | | | | | | | | | | | | |
|--------|--------|--------|--------|---------|---------|--------|---------|---------|---------|--------|--------|--------|---------|
| 6.3.92 | 8.4.92 | 4.5.92 | 1.6.92 | 30.6.92 | 28.7.92 | 7.9.92 | 3.10.92 | 1.11.92 | 1.12.92 | 4.1.93 | 8.2.93 | 9.3.93 | 14.4.93 |
| 0.414 | 2.912 | 3.227 | 3.002 | 2.742 | 2.771 | 2.553 | 1.619 | 1.226 | 1.630 | 0.298 | 0.882 | 0.414 | 4.109 |

Kritische Ränge:

| | | | | | | |
|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| 1. Schritt | 2. Schritt | 3. Schritt | 4. Schritt | 5. Schritt | 6. Schritt | 7. Schritt |
| 0.693 | 0.839 | 0.924 | 0.985 | 1.032 | 1.070 | 1.103 |

Homogene Gruppen (beim niedrigsten Wert beginnend):

| | | | | | | | | | | | | | |
|---------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|--------|--------|---------|
| 4.1.93 | 6.3.92 | 9.3.93 | 8.2.93 | 1.11.92 | 3.10.92 | 1.12.92 | 7.9.92 | 30.6.92 | 28.7.92 | 8.4.92 | 1.6.92 | 4.5.92 | 14.4.93 |
| I-----I | | | | | | | I-----I | | | | | | I-----I |
| | | | I-----I | | | | | | | | | | |

16. Untersuchung: Vergleich der Gehäuselängen von unbewachsenen zu bewachsenen *Hydrobia ulvae*

Fragestellung: Unterscheiden sich die Größenspektren von bewachsenen zu unbewachsenen Wattschnecken innerhalb einer Population signifikant voneinander?

Testverfahren: KOLMOGOROFF-SMIRNOFF

| Standort | max. neg. Differenz | max. pos. Differenz | p - level | Mittelwert unbew. Hyd. ± 1 SD | Mittelwert bew. Hyd. ± 1 SD | n (unbew.) | n (bew.) |
|-------------|---------------------|---------------------|-------------|-----------------------------------|---------------------------------|------------|----------|
| Möwenberg | - 0.520 | 0.0026 | $p < 0.001$ | 2.54 ± 0.60 | 3.28 ± 0.51 | 381 | 127 |
| Gröning | - 0.451 | 0.0026 | $p < 0.001$ | 3.17 ± 0.73 | 3.74 ± 0.48 | 191 | 314 |
| Tonnenleger | - 0.292 | 0.0549 | $p < 0.001$ | 3.81 ± 0.71 | 4.02 ± 0.45 | 243 | 252 |
| Keitum | - 0.615 | 0.0032 | $p < 0.001$ | 2.26 ± 0.50 | 3.02 ± 0.48 | 589 | 310 |

17. Untersuchung: Unterschiede im prozentualen Bewuchs mit *Enteromorpha* zwischen juvenilen und adulten Wattschnecken

Fragestellung: Unterscheidet sich der prozentuale Anteil der juvenilen *Hydrobia ulvae*, die mit *Enteromorpha* bewachsen sind, signifikant von dem entsprechenden Anteil der adulten Schnecken

Testverfahren: zweifache ANOVA, beide Faktoren fixed

Transformation der Daten: arcsin sqrt (x)

a) Möwenberg-Watt (13.7.92 - 3.10.92)

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

| Hartley (F-max) | Cochran (G max) | Bartlett (chi-quadrat) | Freiheitsgrade | Signifikanz |
|-----------------|-----------------|------------------------|----------------|-------------|
| 17.333 | 0.226 | 22.711 | 11 | 0.019 |

ANOVA-Tabelle:

| Faktor | Freiheitsgrade | Variabilität zwischen den Gruppen | Freiheitsgrade | Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen) | F | Signifikanz |
|-----------------------------|----------------|-----------------------------------|----------------|---|--------|-------------|
| Jahreszeit | 5 | 0.0158 | 60 | 0.0075 | 2.113 | 0.076 |
| juv. / adulte Wattschnecken | 1 | 0.184 | 60 | 0.0075 | 24.587 | < 0.0001 |
| Interaktionen | 5 | 0.0056 | 60 | 0.0075 | 0.742 | 0.594 |

Anschluß-Test: TUKEY-Test

aufgezeigte Effekte: Unterschiede zwischen juv. / adulten Schnecken während der gleichen Untersuchungszeitpunkte (Interaktionen)

| Zeitpunkt | Signifikanz |
|-------------|-------------|
| 13. 7. 1992 | 0.071 |
| 28. 7. 1992 | 0.416 |
| 10. 8. 1992 | 0.975 |
| 24. 8. 1992 | 0.385 |
| 7. 9. 1992 | 0.800 |
| 3. 10. 1992 | 0.998 |

b) Gröning-Watt (28.7.92 - 3.10.92)

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

| Hartley (F-max) | Cochran (G max) | Bartlett (chi-quadrat) | Freiheitsgrade | Signifikanz |
|-----------------|-----------------|------------------------|----------------|-------------|
| 11.239 | 0.284 | 11.423 | 9 | 0.248 |

ANOVA-Tabelle:

| Faktor | Freiheitsgrade | Variabilität zwischen den Gruppen | Freiheitsgrade | Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen) | F | Signifikanz |
|-----------------------------|----------------|-----------------------------------|----------------|---|--------|-------------|
| Jahreszeit | 4 | 0.146 | 50 | 0.0106 | 13.824 | < 0.0001 |
| juv. / adulte Wattschnecken | 1 | 0.077 | 50 | 0.0106 | 7.258 | < 0.01 |
| Interaktionen | 4 | 0.033 | 50 | 0.0106 | 3.146 | 0.022 |

Anschluß-Test: TUKEY-Test

aufgezeigte Effekte: Unterschiede zwischen juv. / adulten Schnecken während der gleichen Untersuchungszeitpunkte (Interaktionen)

| Zeitpunkt | Signifikanz |
|-------------|-------------|
| 28. 7. 1992 | 0.524 |
| 10. 8. 1992 | 0.036 |
| 24. 8. 1992 | 0.811 |
| 7. 9. 1992 | 0.999 |
| 3. 10. 1992 | 0.998 |

18. Untersuchung: Vergleich der Gehäuselängen von bewachsenen *Hydrobia ulvae*, die aus dem Sediment stammen beziehungsweise in Algen-Aggregaten vorhanden waren

Fragestellung: Unterscheiden sich die Größenspektren von bewachsenen Schnecken, die aus dem Sediment stammen beziehungsweise in Algen-Aggregaten vorhanden waren signifikant voneinander?

Testverfahren: KOLMOGOROFF-SMIRNOFF

| Standort | max. neg. Differenz | max. pos. Differenz | p - level | Mittelwert <i>Hydrobia</i> im Sediment ± 1 SD | Mittelwert <i>Hydrobia</i> in Aggregaten ± 1 SD | n (Sediment) | n (Aggregate) |
|-----------|---------------------|---------------------|-----------|---|---|--------------|---------------|
| Möwenberg | - 0.226 | 0.000 | p < 0.001 | 3.02 ± 0.48 | 3.27 ± 0.45 | 310 | 498 |

19. Untersuchung: Beweidungseffekte von *Hydrobia ulvae* an *Enteromorpha*-Fragmenten

Fragestellung: Beweidet *Hydrobia ulvae* *Enteromorpha*-Fragmente und hängt der Bedeweidungserfolg von der Abundanz und dem Alter der Schnecke ab?

Testverfahren: einfache ANOVA, Modell fixed

Transformation der Daten: arcsin sqrt (x)

Tests zur Überprüfung der Homogenität der Varianzen:

| Hartley (F-max) | Cochran (G max) | Bartlett (chi-quadrat) | Freiheitsgrade | Signifikanz |
|-----------------|-----------------|------------------------|----------------|-------------|
| 2.623 | 0.238 | 1.610 | 6 | 0.952 |

ANOVA-Tabelle:

| Faktor | Freiheitsgrade | Variabilität zwischen den Gruppen | Freiheitsgrade | Fehler (Variabilität innerhalb der Gruppen) | F | Signifikanz |
|------------------------|----------------|-----------------------------------|----------------|---|-------|-------------|
| Abundanz der Schnecken | 6 | 0.582 | 48 | 0.639 | 1.505 | 0.197 |

20. Untersuchung: Änderung der *Enteromorpha*-Biomasse (Juli 92 / Juli 93)

Fragestellung: Unterscheidet sich die *Enteromorpha*-Biomasse auf den Untersuchungsflächen vom Juli 1992 mengenmäßig von der Biomasse von 1993

Testverfahren: U-Test nach MANN & WHITNEY (zweiseitig)

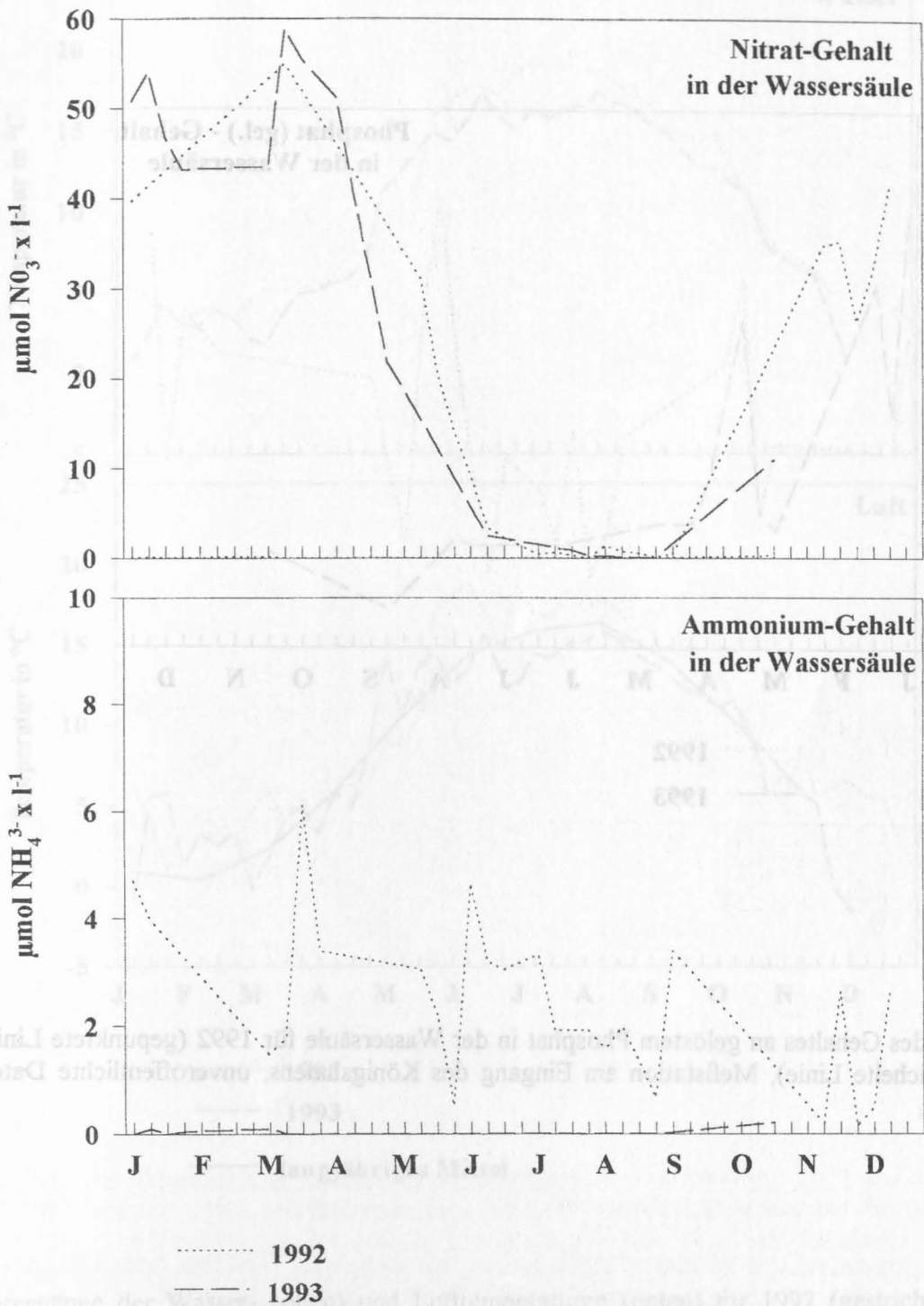
| Standort | Rangsumme Gruppe (n = 6) Juli 1992 | Rangsumme Gruppe (n = 6) Juli 1993 | U | Z | p |
|-------------------|------------------------------------|------------------------------------|---|--------|-----------------|
| Möwenberg | 21 | 57 | 0 | -2.882 | P = 0.0039 |
| Gröning-Watt | 50 | 16 | 1 | -2.556 | P = 0.0105 |
| Tonnenleger-Bucht | 37 | 54 | 9 | -1.714 | P = 0.0864 n.s. |

21. Untersuchung: Änderung der *Ulva* spp.-Biomasse in der Tonnenleger-Bucht (Juli 92 / Juli 93)

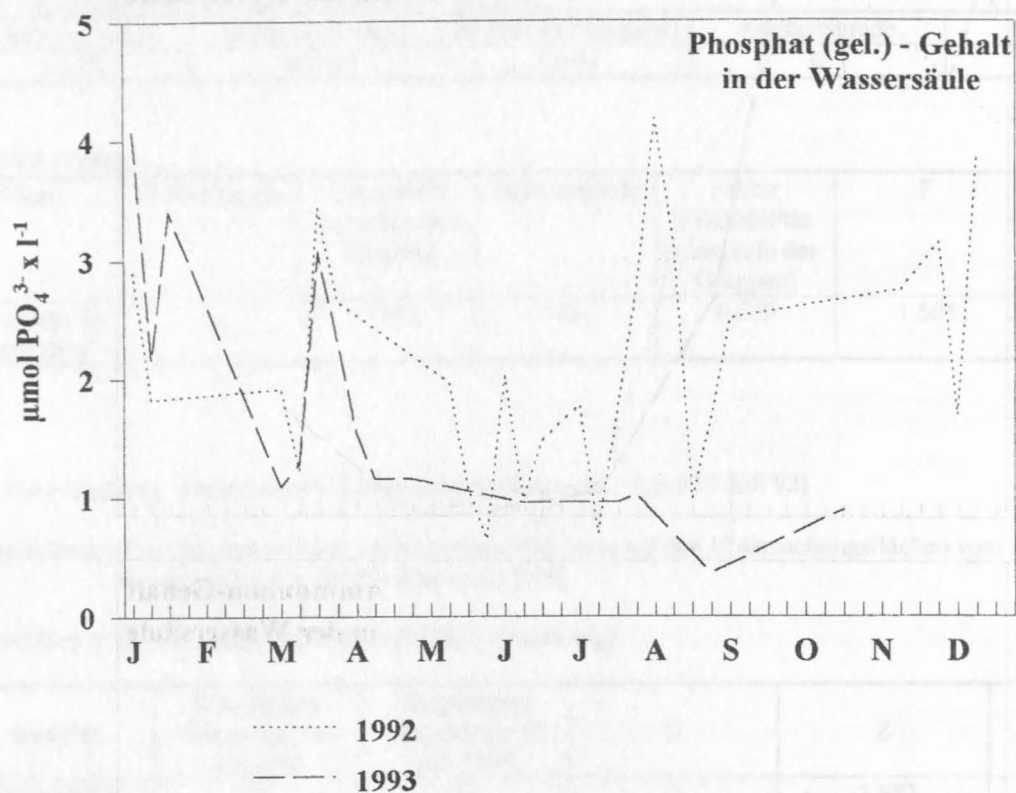
Fragestellung: Unterscheidet sich die *Ulva* spp.-Biomasse auf den Untersuchungsflächen vom Juli 1992 mengenmäßig von der Biomasse von 1993

Testverfahren: U-Test nach MANN & WHITNEY (zweiseitig)

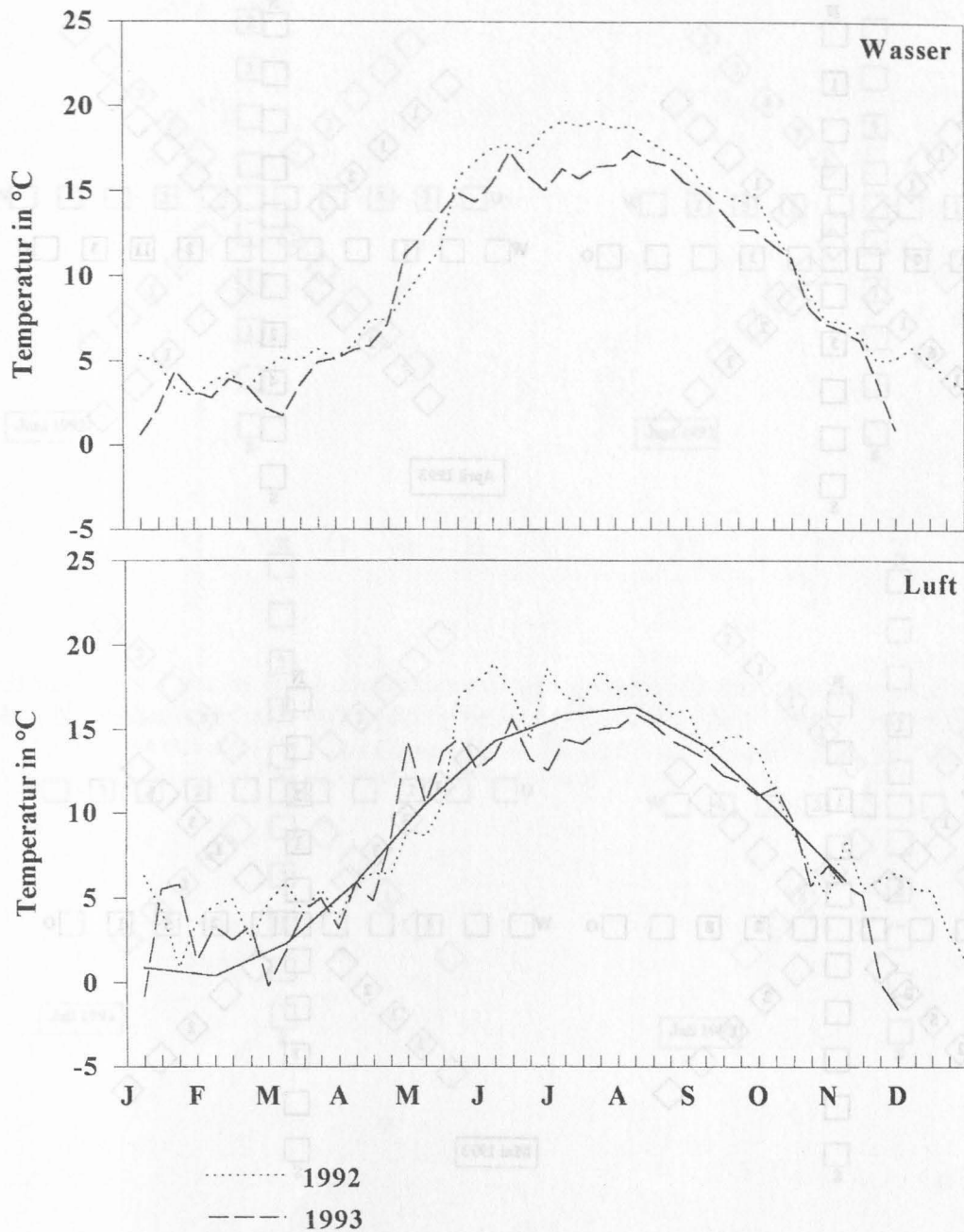
| Standort | Rangsumme Gruppe (n = 6) Juli 1992 | Rangsumme Gruppe (n = 6) Juli 1993 | U | Z | p |
|-------------------|------------------------------------|------------------------------------|---|--------|------------|
| Tonnenleger-Bucht | 56 | 22 | 1 | -2,722 | P = 0.0065 |



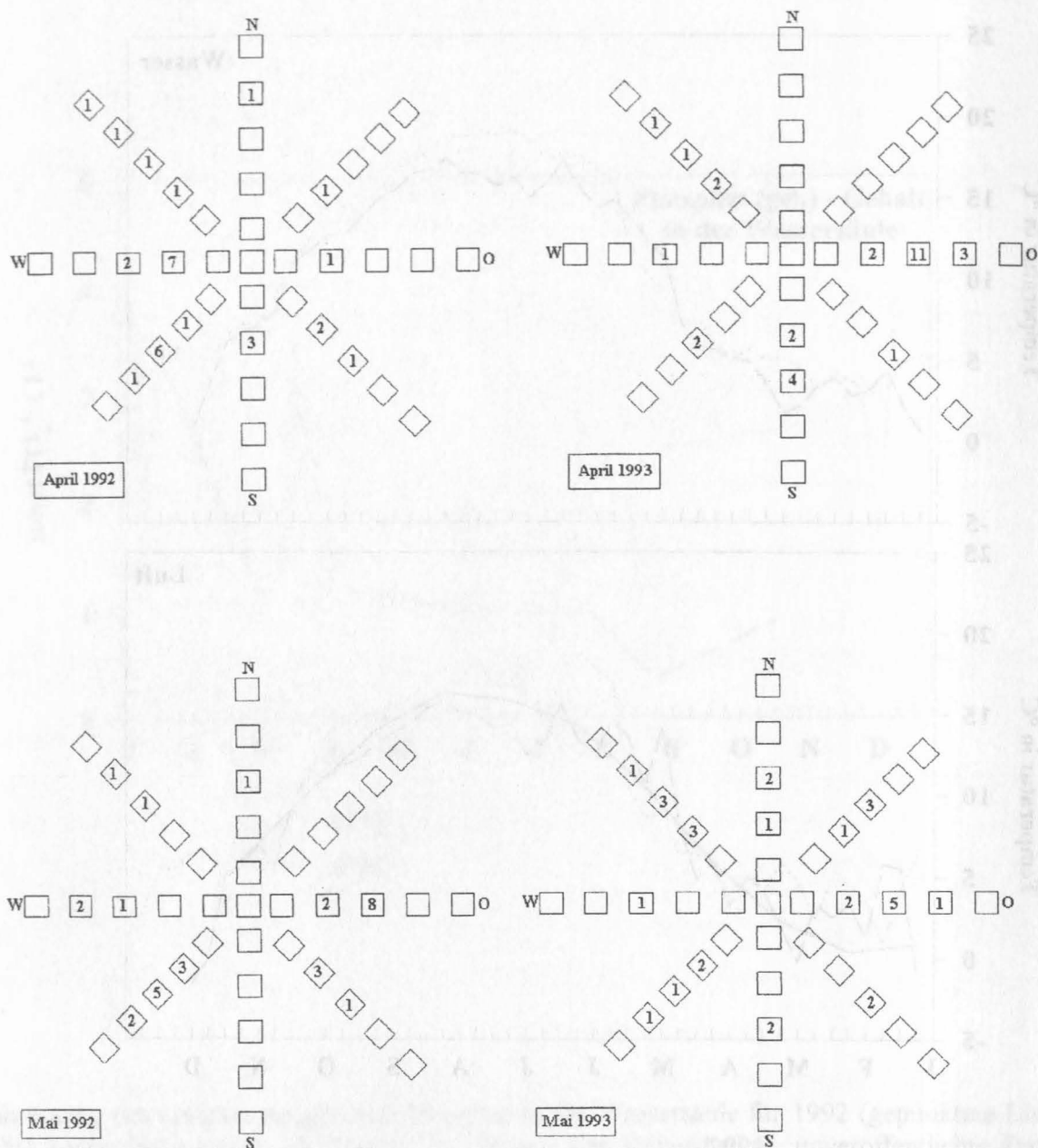
Jahresgänge der Nitrat- (oben) und Ammonium-Gehalte (unten) in der Wassersäule für 1992 (gepunktete Linie) und 1993 (gestrichelte Linie), Meßstation am Eingang des Königshafens, unveröffentlichte Daten von MARTENS.



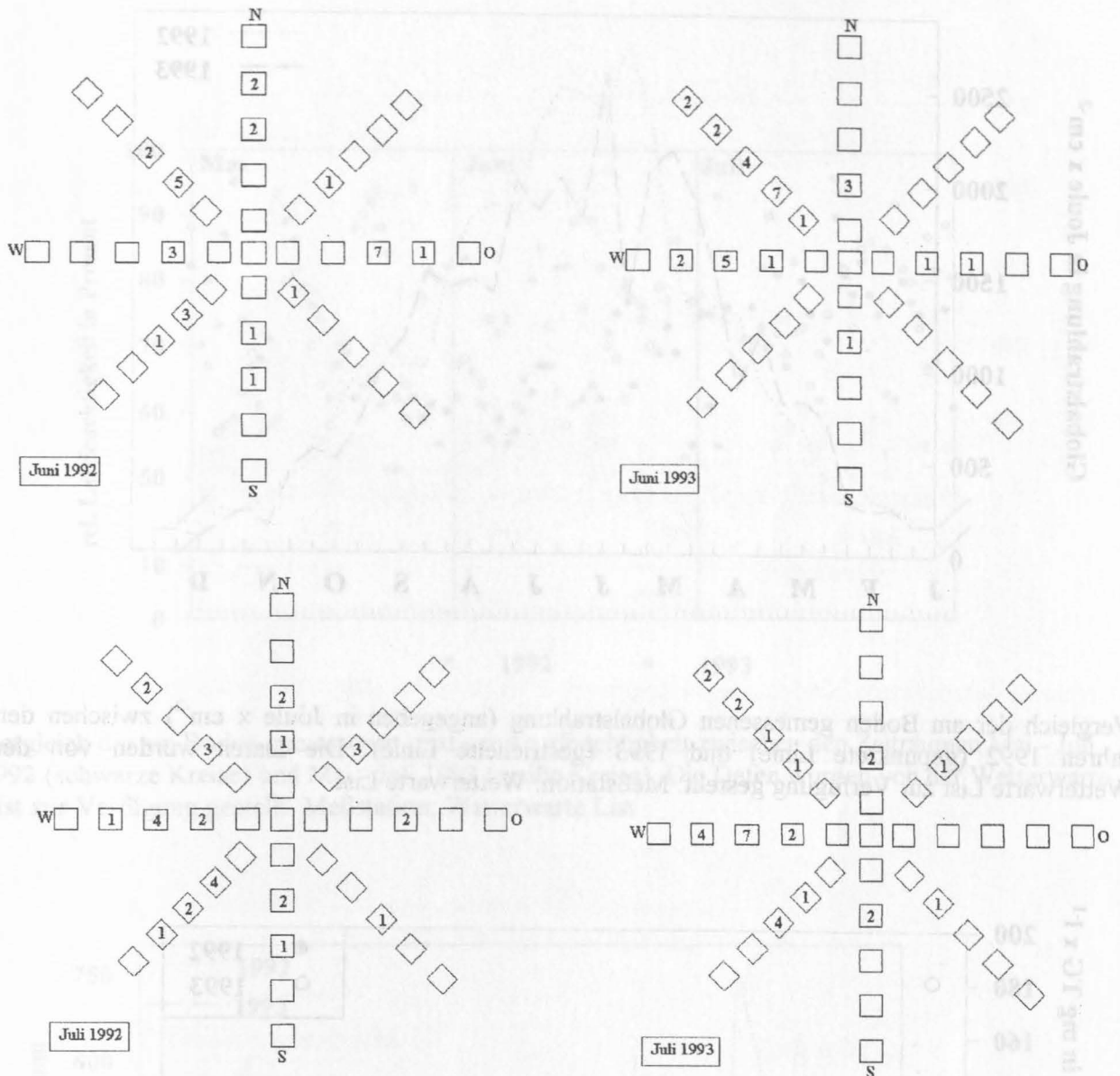
Jahresgang des Gehaltes an gelöstem Phosphat in der Wassersäule für 1992 (gepunktete Linie) und 1993 (gestrichelte Linie), Meßstation am Eingang des Königshafens, unveröffentlichte Daten von MARTENS.



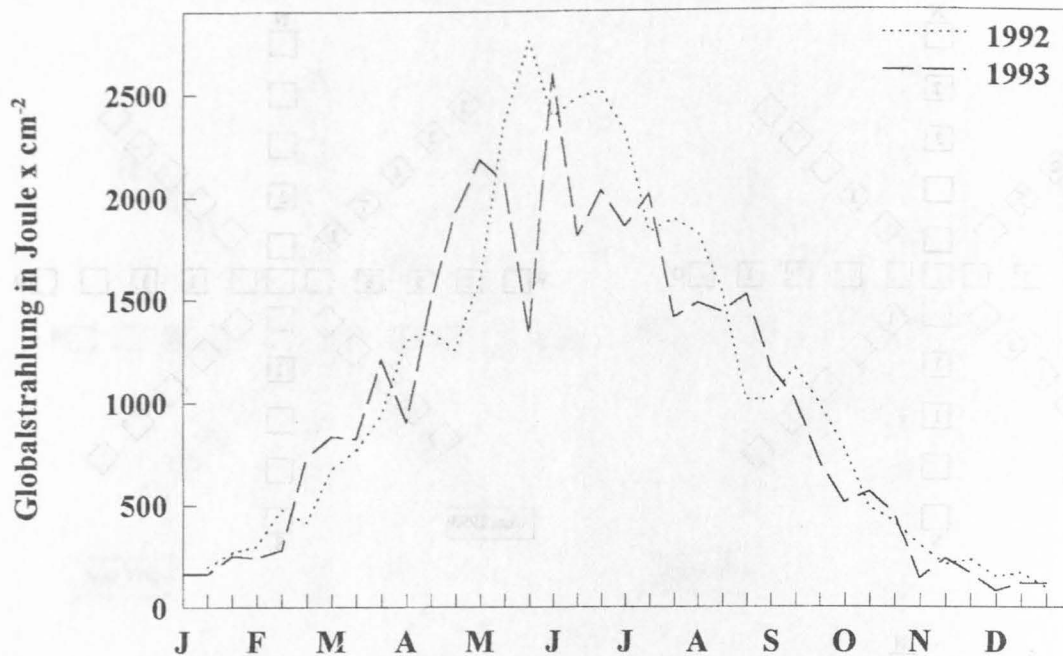
Jahresgänge der Wasser- (oben) und Lufttemperaturen (unten) für 1992 (gestrichelte Linie) und 1993 (gepunktete Linie) sowie des langjährigen Mittels. Die Daten wurden von der Wetterwarte List zur Verfügung gestellt.



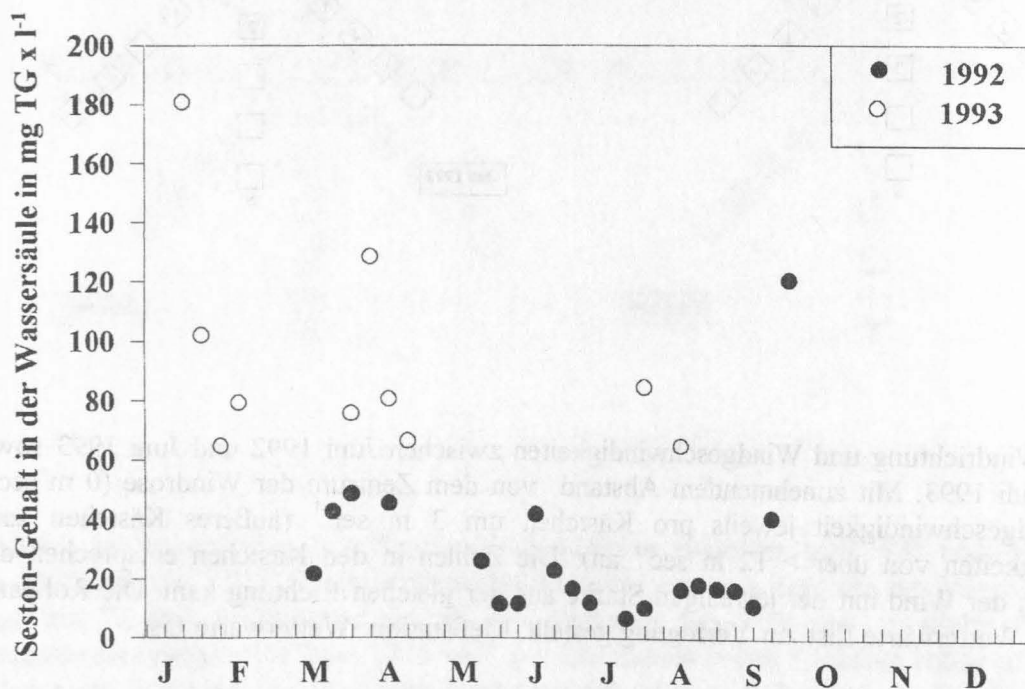
Vergleich der Windrichtung und Windgeschwindigkeiten zwischen April 1992 und April 1993 sowie Mai 1992 und Mai 1993. Mit zunehmendem Abstand von dem Zentrum der Windrose (0 m sec^{-1}) steigt die Windgeschwindigkeit jeweils pro Kästchen um 3 m sec^{-1} (äußeres Kästchen zeigt Windgeschwindigkeiten von über 12 m sec^{-1} an). Die Zahlen in den Kästchen entsprechen den Tagen, an denen der Wind mit der jeweiligen Stärke aus der gleichen Richtung kam. Die Rohdaten wurden von der Wetterwarte List zur Verfügung gestellt. Meßstation: Wetterwarte List.



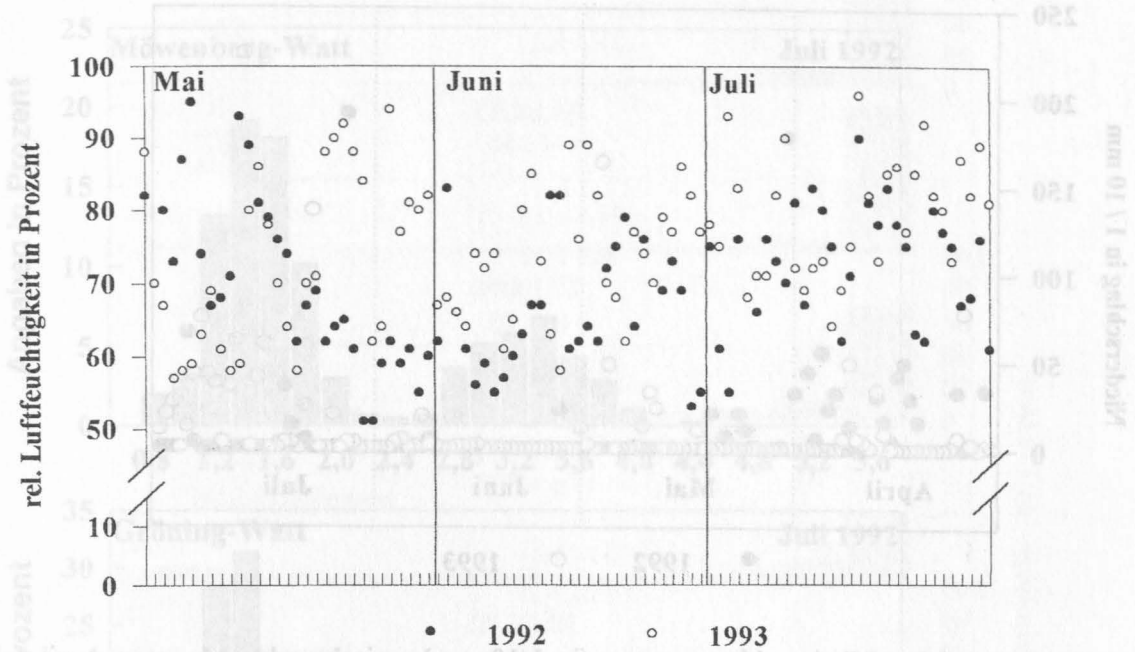
Vergleich der Windrichtung und Windgeschwindigkeiten zwischen Juni 1992 und Juni 1993 sowie Juli 1992 und Juli 1993. Mit zunehmendem Abstand von dem Zentrum der Windrose (0 m sec^{-1}) steigt die Windgeschwindigkeit jeweils pro Kästchen um 3 m sec^{-1} (äußeres Kästchen zeigt Windgeschwindigkeiten von über $> 12 \text{ m sec}^{-1}$ an). Die Zahlen in den Kästchen entsprechen den Tagen, an denen der Wind mit der jeweiligen Stärke aus der gleichen Richtung kam. Die Rohdaten wurden von der Wetterwarte List zur Verfügung gestellt. Meßstation: Wetterwarte List.



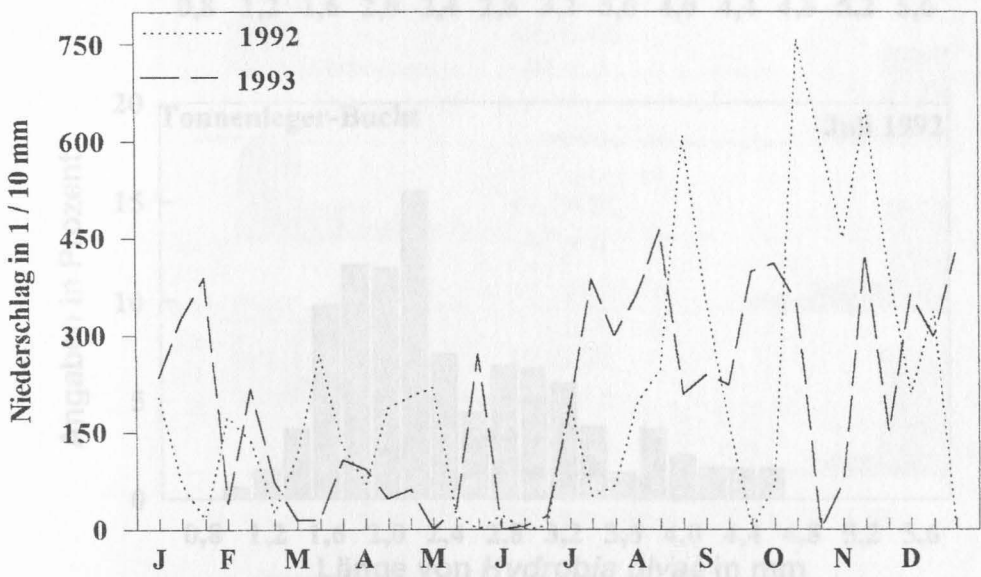
Vergleich der am Boden gemessenen Globalstrahlung (angegeben in $\text{Joule} \times \text{cm}^{-2}$) zwischen den Jahren 1992 (gepunktete Linie) und 1993 (gestrichelte Linie). Die Daten wurden von der Wetterwarte List zur Verfügung gestellt. Meßstation: Wetterwarte List.



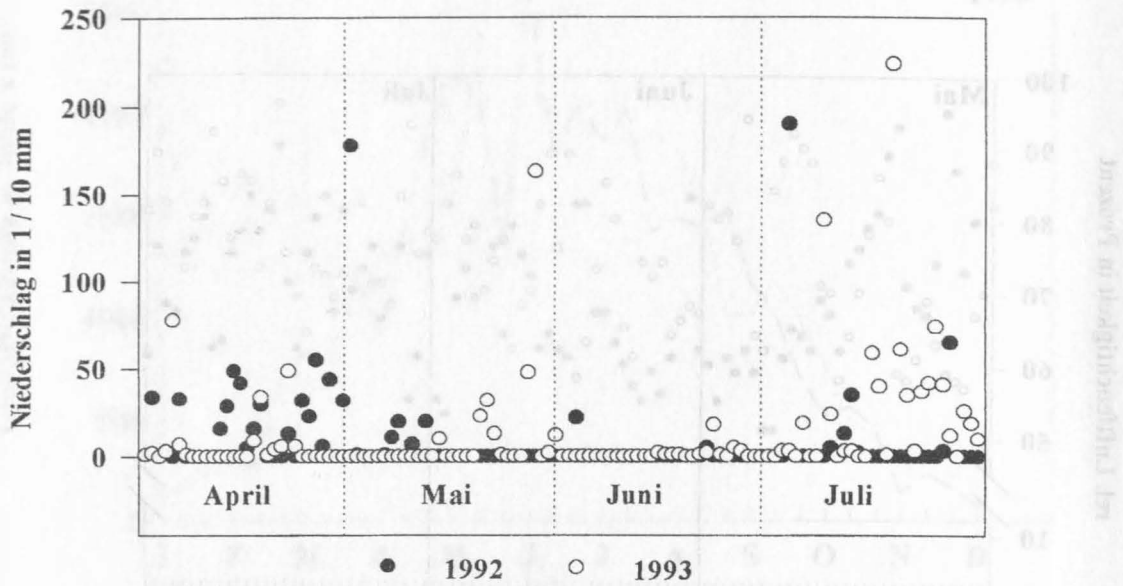
Vergleich der Seston-Gehalte im Sylter Gezeitenwasser (Angaben in $\text{mg TG} \times \text{l}^{-1}$). Meßstation am Eingang des Königshafens, unveröffentlichte Daten von MARTENS.



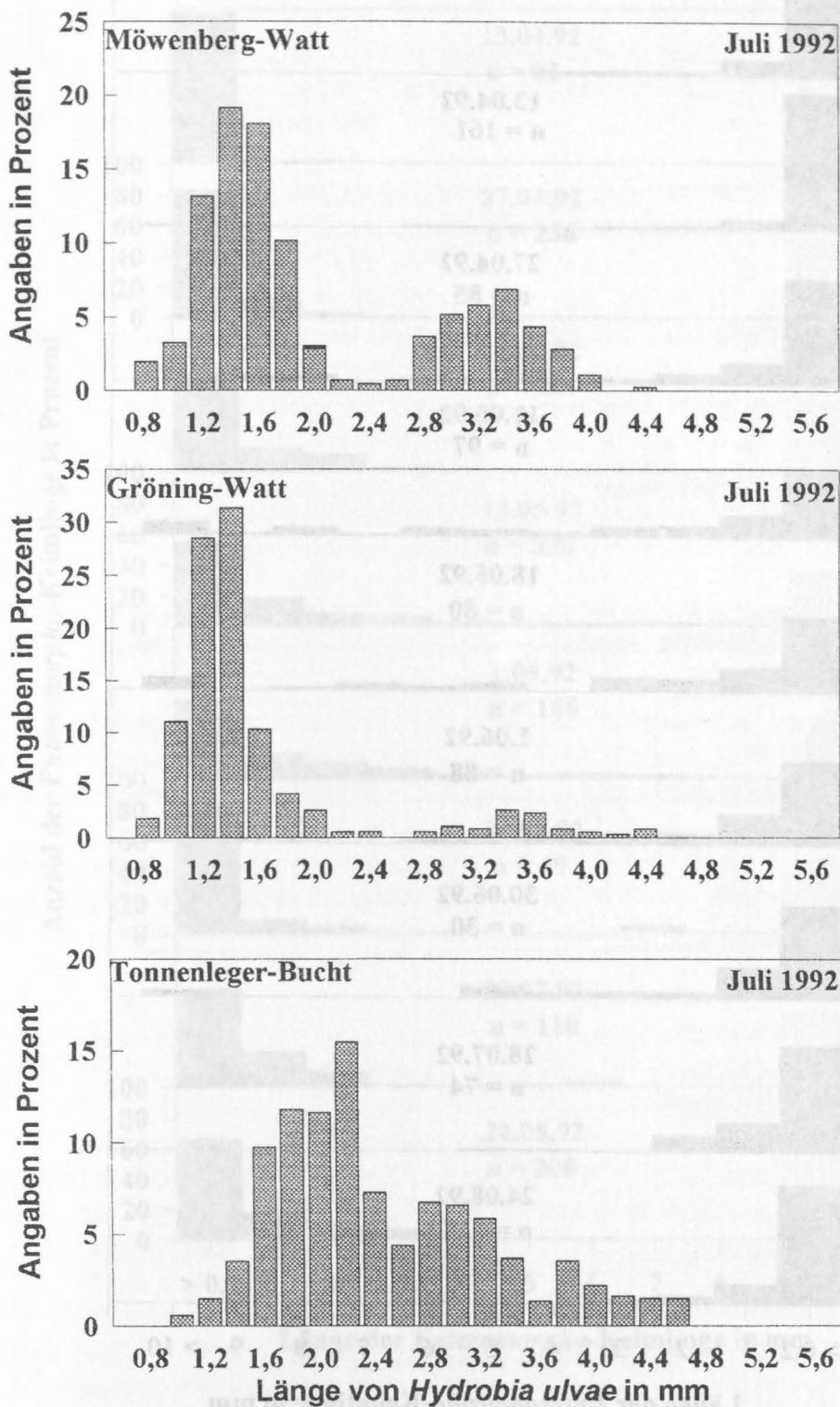
Vergleich der am Boden gemessenen relativen Luftfeuchtigkeit zwischen den Zeiträumen Mai - Juli 1992 (schwarze Kreise) und Mai - Juli 1993 (weiße Kreise). Die Daten wurden von der Wetterwarte List zur Verfügung gestellt. Meßstation: Wetterwarte List



Vergleich der Niederschlagsmengen (in 1/10 mm) zwischen den Jahren 1992 (gepunktete Linie) und 1993 (gestrichelte Linie). Die Daten wurden von der Wetterwarte List zur Verfügung gestellt. Meßstation: Wetterwarte List.

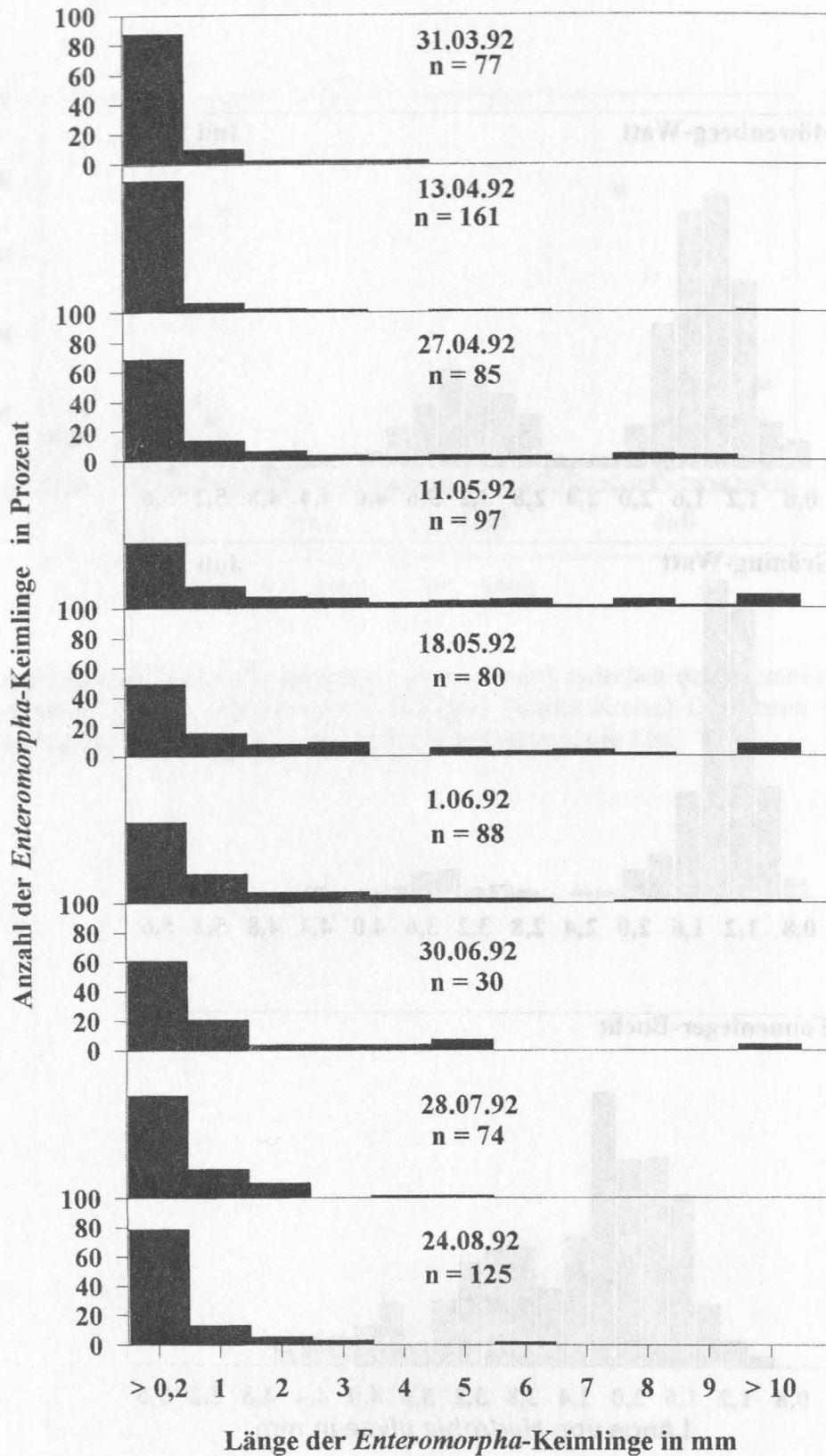


Vergleich der täglichen Niederschlagsmengen (in 1/10 mm) zwischen den Monaten April-Juli 1992 (schwarze Kreise) und den Monaten April-Juli 1993 (weiße Kreise). Die Daten wurden von der Wetterwarte List zur Verfügung gestellt. Meßstation: Wetterwarte List.

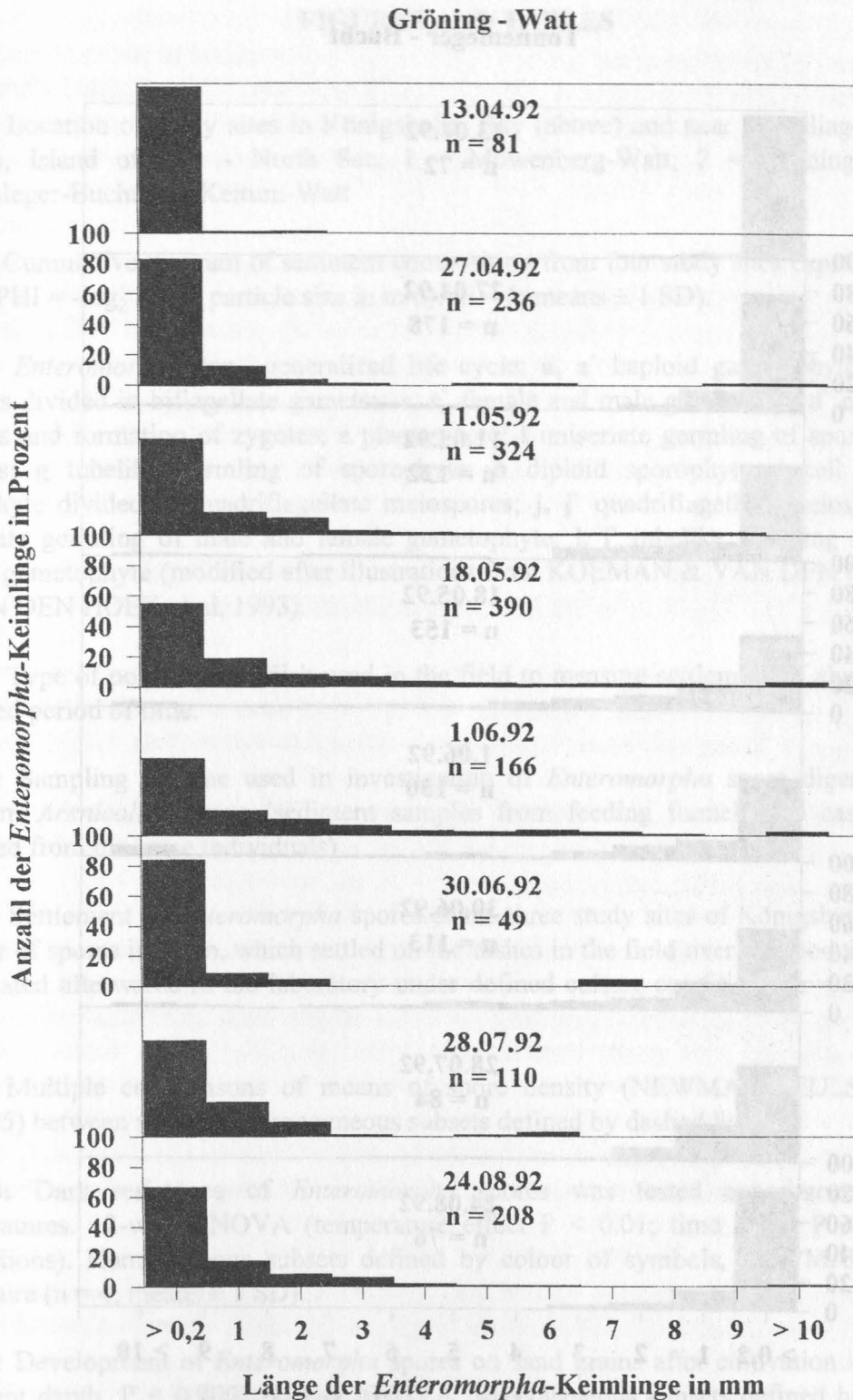


Größenklassen der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* an den drei Dauerstationen im Königshafen. Datum: Juli 1992. Die Anzahl der vermessenen Schnecken lag jeweils bei $n > 500$.

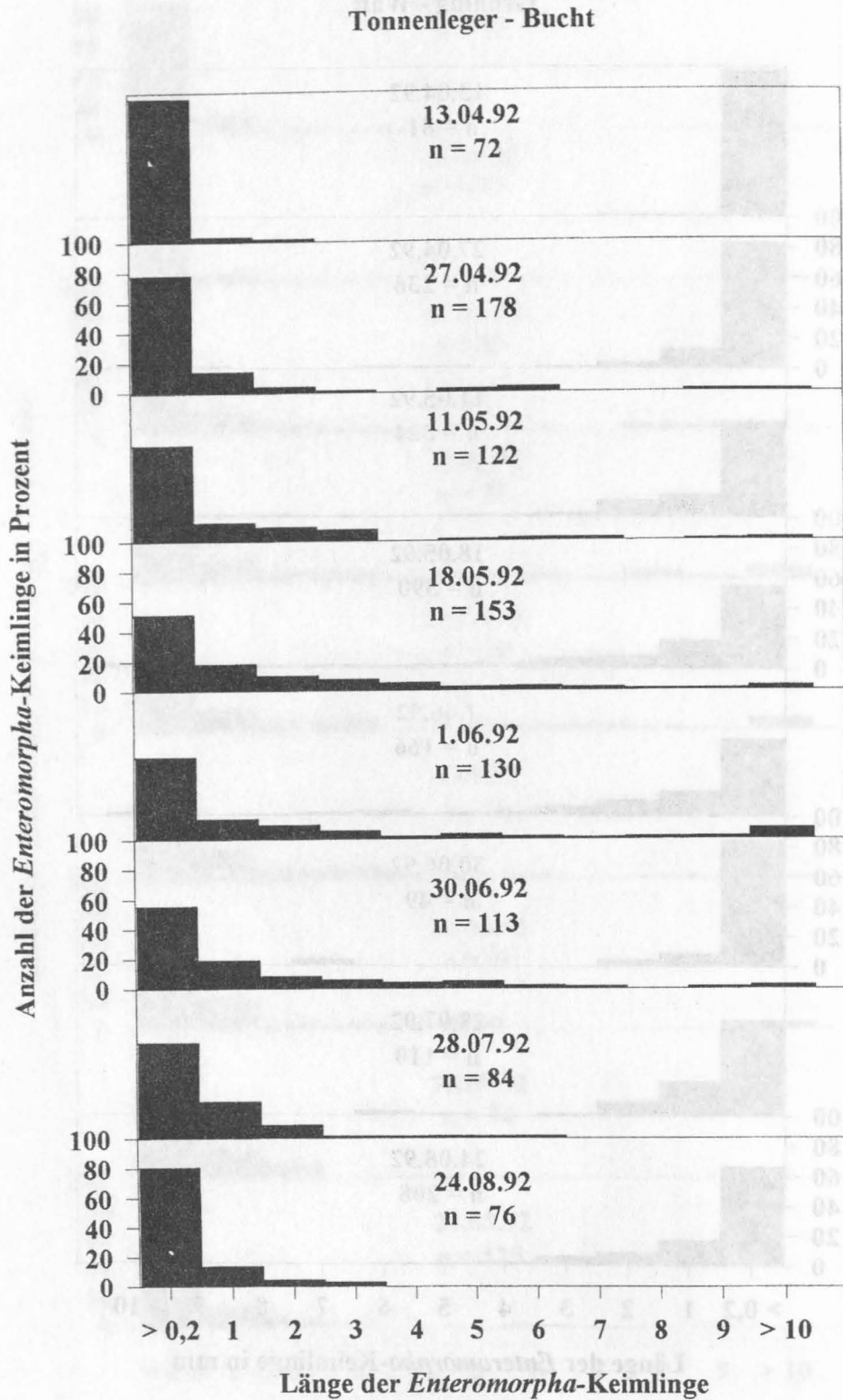
Möwenberg - Watt



Länge von *Enteromorpha*-Keimlingen auf der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* im Möwenberg-Watt. Es wurde jeweils nur der längste Keimling pro Schnecke vermessen. Die Angaben in der Graphik sind als Prozent ausgedrückt. Die Anzahl der vermessenen Tiere und das Datum sind den jeweiligen Teilen der Abbildung zu entnehmen.



Länge von *Enteromorpha*-Keimlingen auf der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* im Gröning-Watt. Es wurde jeweils nur der längste Keimling pro Schnecke vermessen. Die Angaben in der Graphik sind als Prozent ausgedrückt. Die Anzahl der vermessenen Tiere und das Datum sind den jeweiligen Teilen der Abbildung zu entnehmen.



Länge von *Enteromorpha*-Keimlingen auf der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* in der Tonnenleger-Bucht. Es wurde jeweils nur der längste Keimling pro Schnecke vermessen. Die Angaben in der Graphik sind als Prozent ausgedrückt. Die Anzahl der vermessenen Tiere und das Datum sind den jeweiligen Teilen der Abbildung zu entnehmen.

FIGURES AND TABLES

Fig. 1: Location of study sites in Königshafen Bay (above) and near the village of Keitum (below), island of Sylt - North Sea. 1 = Möwenberg-Watt; 2 = Gröning-Watt; 3 = Tonnenleger-Bucht; 4 = Keitum-Watt

Fig. 2: Cumulative diagram of sediment composition from four study sites expressed in PHI-Units ($\text{PHI} = -\log_2$ of the particle size in mm). ($n = 6$; means ± 1 SD).

Fig. 3: *Enteromorpha* spp., generalized life cycle: **a, a'** haploid gametophyte; **b, b'** cell contents divided in biflagellate gametes; **c, c'** female and male gametes; **d, d'** copulation of gametes and formation of zygotes; **e** planozygote; **f** uniseriate germling of sporophyte with rhizoids; **g** tubelike germling of sporophyte; **h** diploid sporophyte; **i** cell contents of sporophyte divided in quadriflagellate meiospores; **j, j'** quadriflagellate meiospores; **k, k'** uniseriate germling of male and female gametophyte; **l, l'** tubelike germling of male and female gametophyte (modified after illustrations from KOEMAN & VAN DEN HOEK, 1982 in VAN DEN HOEK et al, 1993).

Fig. 4: Type of polyethylene-dish used in the field to measure settlement of algal spores per specified period of time.

Fig. 5: Sampling scheme used in investigation of *Enteromorpha* spore digestion by the lugworm *Arenicola marina* (sediment samples from feeding funnels and casts were not collected from the same individuals).

Fig. 6: Settlement of *Enteromorpha* spores at the three study sites of Königshafen Bay. The number of spores is given, which settled on the dishes in the field over a period of 7 days and germinated afterwards in the laboratory under defined culture conditions ($n = 6$; means ± 1 SD).

Fig. 7: Multiple comparisons of means of spore density (NEWMAN-KEULS procedure; $p < 0,05$) between stations. Homogeneous subsets defined by dashed lines.

Fig. 8: Dark resistance of *Enteromorpha* spores was tested experimentally at two temperatures. 2-way ANOVA (temperature effect $P < 0.01$; time effect $P < 0.0001$; no interactions). Homogeneous subsets defined by colour of symbols, NEWMAN - KEULS procedure ($n = 4$; means ± 1 SD).

Fig. 9: Development of *Enteromorpha* spores on sand grains after cultivation in relation to sediment depth. $P < 0.0001$, 1-way ANOVA. Homogeneous subsets defined by shading of bars, NEWMAN - KEULS procedure ($n = 8$; means ± 1 SD).

Fig. 10: Success of germination of *Enteromorpha prolifera* zoospores on sand grains of different sizes. $P < 0.0001$, 1-way ANOVA. Homogeneous subsets defined by shading of bars, NEWMAN - KEULS procedure ($n = 8$; means ± 1 SD).

Fig. 11: Multiple comparisons of the means (NEWMAN-KEULS procedure; $p < 0,05$) between different temperature intervals. Homogeneous subsets defined by dashed lines.

Fig. 12: Success of germination and growth of *Enteromorpha* attached to shells of mudsnails, *Hydrobia ulvae*, in relation to different day lengths (8 hrs. light, 12 hrs. light, 16 hrs. light; light intensity $80 - 100 \mu E m^{-2} sec^{-1}$). Mudsnails were collected at Tonnenleger-Bucht. Duration of experiment: 10 days. Start of experiment: 8.12.93 ($n = 6$, each with 45 - 50 individuals).

Fig. 13: Percentage of mudsnails with attached *Enteromorpha* germlings at the three study sites of Königshafen Bay (March 1992 - May 1993). Minimum age of mudsnails to be considered in investigation was 1 year at the start of sampling period (May 1992). Sampling area = $20 cm^2$ ($n = 6$; means $\pm 1 SD$).

Fig. 14: Multiple comparisons of means (NEWMAN-KEULS procedure; $p < 0,05$) between different sampling days. The three study sites were analysed separately. Homogeneous subsets defined by dashed lines.

Fig. 15: Multiple presence of *Enteromorpha* germlings on individual mudsnail shells (*Hydrobia ulvae*). The frequency of the groups are expressed as percentage.

Fig. 16: Changes in abundance of mudsnails, *Hydrobia ulvae*, during the course of one year at the three study sites of Königshafen Bay. Different age (size) classes: 1. one year and older, 2. juveniles $> 1mm$, 3. juveniles $< 1mm$. Sample area = $20 cm^2$ ($n = 6$; means), 1992 - 1993.

Fig. 17: Abundance of mudsnails (*Hydrobia ulvae*) carrying *Enteromorpha* germlings on their shells at the three study sites of Königshafen Bay (March 1992 - April 1993). Juvenile and adult snails were counted separately. Sample area = $20 cm^2$ ($n = 6$; means $\pm 1 SD$).

Fig. 18: Abundance of *Enteromorpha* germlings growing attached to shells of mudsnails, *Hydrobia ulvae*, at the three study sites of Königshafen Bay (March 1992 - April 1993). The multiple growth of *Enteromorpha* germlings on shells of individual mudsnails was taken into account. Juvenile and adult snails were counted separately. Sample area = $20 cm^2$ ($n = 6$; means).

Fig. 19: Relative size distribution of mudsnails, *Hydrobia ulvae*, at the three study sites of Königshafen Bay. Indication of *Enteromorpha* growth on shells through shading of bars. May 1992, n (at each site) > 500 .

Fig. 20: Relative size distribution of mudsnails, *Hydrobia ulvae*, from a mudflat near the village of Keitum. Indication of *Enteromorpha* growth on shells through shading of bars. Date: 21.05.92. ($n = 899$).

Fig. 21: Length of *Enteromorpha* germlings growing attached to mudsnail shells (three study sites from Königshafen Bay, one sampling site from a mudflat near the village of Keitum). In the case of multiple growth of *Enteromorpha* germlings on individual snails only the longest germling per snail was measured. May 1992. In top right of graphs the total number of measured germlings is given together with the number of replicates.

Fig. 22: Size distribution of mudsnails (*Hydrobia ulvae*) overgrown with *Enteromorpha prolifera* in a mudflat near the village of Keitum. Left: Mudsnails ($n = 498$) found in small drifting algal aggregates; right: mudsnails ($n = 310$) from sediment samples. Date: 21.05.92.

Fig. 23: Distribution of the mudsnail *Hydrobia ulvae* in Königshafen Bay (22.04.92). Means of six random samples within one hectare (represented quadrat size).

Fig. 24: Percentage of mudsnails (*Hydrobia ulvae*) carrying *Enteromorpha* germlings on their shells in Königshafen Bay (22.04.92). Means of six random samples within one hectare (represented quadrat size).

Fig. 25: Distribution of *Enteromorpha* germlings in Königshafen Bay growing attached to sand grains. Number of samples ($n = 6$) per hectare in which *Enteromorpha* germlings were present, not regarding abundance within each sample, because of very low number of overgrown sand grains. Sampling volume: $13,2 \text{ cm}^2$ surface area \times $0,3 \text{ cm}$ sediment depth.

Fig. 26: Percent surface cover of Königshafen Bay intertidal with *Enteromorpha* in April 1992 (above) and July 1992 (below) compiled from ground and aerial mapping of the area.

Fig. 27: Development of *Enteromorpha* and *Ulva* spp. biomass (expressed as $\text{g dry weight} \times \text{m}^{-2}$) at the three study sites of Königshafen Bay. Time period: April 1992 - May 1994. ($n = 6$: means $\pm 1 \text{ SD}$).

Fig. 28: Distribution and biomass of *Enteromorpha* spp. at different locations in Königshafen Bay (expressed as $\text{g dry weight} \times \text{m}^{-2}$; $n = 3 - 6$). Date : July 1992.

Fig. 29: Distribution and biomass of *Chaetomorpha sutoria* at different locations in Königshafen Bay (expressed as $\text{g dry weight} \times \text{m}^{-2}$; $n = 3 - 6$). Date : July 1992.

Fig. 30: Distribution and biomass of *Ulva* spp. at different locations in Königshafen Bay (expressed as $\text{g dry weight} \times \text{m}^{-2}$; $n = 3 - 6$). Date : July 1992.

Fig. 31: Five possible combinations of occurrence of developmental stages (spores, germlings, adult plants) of green algae, *Enteromorpha*, in the Wadden Sea. Every combination results from specific environmental factors, illustrated in the background of the graph as curves (either synchronically or asynchronously to each other). The rectangle size signifies the abundance of individuals, whereas the shading relates to algal biomass. The absence of a developmental stage is indicated by unshaded rectangles with dashed lines. **a)** The development of spores through germlings consequently leads to adult plants. **b)** Spores develop into germlings, but not any further. **c)** Spores settle on a substratum, but do not germinate. **d)** Adult plants persist through winter and continue growth in the following season. Spores released by them settle on a substratum but do not develop any further.

Fig. 32: Possible coupling between nitrate concentrations of Königshafen Bay tidal water (MARTENS, unpublished data) and the percentage of mudsnails, *Hydrobia ulvae*, carrying *Enteromorpha* germlings at two investigation sites. The highest percentage of overgrown mudsnails per investigation site is expressed as 100 % to allow the comparison to nitrate concentrations.

Tab. 1: Distribution of *Enteromorpha* spores. Given is the distance from the shore of the polyethylene collection dishes, the time of their submersion and the maximum water level at the different stations. High water was on the sampling date (9.07.93) 36 cm above average.

Tab. 2: Total numbers of *Enteromorpha* spores m^{-2} calculated to have fallen to the ground during summer and winter months at the three study sites of Königshafen Bay.

Tab. 3: List of macoralgae, which developed additionally to *Enteromorpha* species on polyethylene collection dishes exposed at the three study sites in Königshafen Bay. Microscopic multicellular algae (adults < 1 cm thallus length) and crustose forms were not recorded comprehensively.

Tab. 4: Analysis of variance for abundance of spores. Independent variables: station (factor: Standort) and time of day (factor: Tageszeit) each with two levels.

Tab. 5: The TUKEY-Test was used to test if significant differences in spore rain existed within and between the stations at two times of the day (n.s. = not significant).

Tab. 6: Settlement of *Enteromorpha* spores on polyethylene dishes at two study sites (Möwenberg-Watt = low *Enteromorpha* biomass; Tonnenleger-Bucht = high *Enteromorpha* biomass) at two times of the day (light / dark). Date: 9.08.93 (n = 6; means \pm 1 SD).

Tab. 7: Settlement of *Enteromorpha* spores during one high water period in relation to the increasing distance from adult plants. 9.07.93 (n = 6; means \pm 1 SD).

Tab. 8: Analysis of variance for abundance of spores between stations (distance from algal mat).

Tab. 9: Development of *Enteromorpha* germlings on mudsnails (*Hydrobia ulvae*) after 14 days of cultivation (March 1993). Mean lengths of juvenile and adult mudsnail shells at three stations and the percentage of snails overgrown with *Enteromorpha* germlings (n = 6; means \pm 1SD).

Tab. 10: Analysis of variance for the percentage of snails overgrown with *Enteromorpha* germlings between stations.

Tab. 11: The TUKEY-Test was used to test if significant differences in the percentage of juvenile and adult snails overgrown with *Enteromorpha* germlings existed between stations. (n.s. = not significant).

Tab. 12: Percentage of mudsnails overgrown with *Enteromorpha*-germlings after 7 days of cultivation (March 1993 / February 1994) in comparison to the maximum standing crop of adult *Enteromorpha* plants from the previous year (July 1992 / July 1993).

Tab. 13: Comparison of the abundance of *Enteromorpha* germlings growing on mudsnails and sand grains before and after cultivation. The total number of germlings growing on sand grains resulted from multiple growth of germlings on single sand grains (average of 1,40

individuals / sand grain). Sample volume = $6,8 \text{ cm}^2$ sediment surface x 5 cm sediment depth. Date: 10.02.94 (n = 8; means \pm 1 SD).

Tab. 14: Distribution of *Enteromorpha* germlings on different sized sand grains at the Möwenberg-station (after cultivation) and abundance of each sediment fraction expressed as percentage of total dry weight. Date: 10.02.94

Tab. 15: Development of *Enteromorpha* germlings on the shells of the mudsnail *Hydrobia ulvae* in relation to temperature. At each temperature range 18 snails were used, which were cultivated separately. Given is the number of shells on which *Enteromorpha* developed and the length of the longest germling per snail. Origin of snails: Tonnenleger-Bucht. Cultivation time: 12 days. Start of investigation: 28.11.92

Tab. 16: Analysis of variance for growth of *Enteromorpha* germlings at different temperature ranges.

Tab. 17: Comparison of snail abundance at three study sites of Königshafen Bay between spring 1992 and spring 1993. Snails were grouped into two size classes. Sample area = 20 cm^2 (n = 6; means \pm 1 SD).

Tab. 18: Comparison of the average shell lengths of mudsnails with / without *Enteromorpha* germlings growing on them. The KOLMOGOROFF-SMIRNOFF-Test indicated, that the differences between the both groups were significant. Given is the maximal negative and positive difference between groups, the significance level and the average shell length as number of investigated snails for each group. (unbew. = snails without *Enteromorpha*; bew. = snails with *Enteromorpha*).

Tab. 19: Percentage of snails carrying basal *Enteromorpha* fragments on their shells at three study sites of Königshafen Bay. Sample area = 20 cm^2 . (n = 6; means \pm 1 SD).

Tab. 20: List of macroalgal species growing attached to mudsnail shells as germlings in Königshafen Bay.

Tab. 21: Abundance of sand grains overgrown with *Enteromorpha* germlings at two study sites in Königshafen Bay. On two occasions sampling at the station Gröning-Watt was impossible due to the presence of a dense algal mat completely covering the sediment surface. Sample area was $13,2 \text{ cm}^2$.

Tab. 22: List of *Enteromorpha* species found in Königshafen Bay (1990-1993). Species, marked with asterix "*", were found at least once between April 1992- April 1993 as a germling or adult at either of the three permanent study sites.

Tab. 23: Occurrence of *Enteromorpha* spp. germlings and adults as well as other green algal species at the three study sites of Königshafen Bay. Time period: April 1992 - April 1993. * Germlings of *Enteromorpha prolifera* and *E. radiata* were not distinguished from each other. M = Möwenberg-Watt; G = Gröning-Watt; T = Tonnenleger-Bucht.

Tab. 24: Abundance of *Enteromorpha* spp. and *Cladophora* spp. - fragments in the sediment of two investigated stations (Möwenberg-Watt; Gröning-Watt) of Königshafen Bay. Date: 15.03.93. Sample volume: 6,6 cm² sediment surface x 5cm sediment depth.

Tab. 25: Analysis of variance for abundance of *Enteromorpha* fragments with different numbers of *Hydrobia ulvae*.

Tab. 26: Percent cover and biomass of *Enteromorpha* spp. in Königshafen Bay, based on mapping and biomass sampling in July 1992. The size of the investigated area was 481 hectares.

Tab. 27: Main effects of grazers and filter feeders on the development of different *Enteromorpha* life stages in the Wadden Sea. Legend: - mainly negative effect; + mainly positive effect.

Tab. 28: Summary of abiotic and biotic factors, potentially responsible for the different development of *Enteromorpha* mats in Königshafen Bay in 1992 and 1993. Origin of data: a) biotic factors: this study; b) nutrients, seston: MARTENS, unpublished; c) weather data: meteorological station, village of List.